

THÈSE

DE

DOCTORAT D'ÉTAT ÈS-SCIENCES NATURELLES

présentée à la
FACULTÉ DES SCIENCES
DE PARIS

par

Bernard DUMORTIER

pour obtenir
le grade de Docteur ès-Sciences

LE RYTHME CIRCADIEN D'ACTIVITÉ
STRIDULATOIRE DE L'EPHIPPIGÈRE (INS., ORTHOPT.).
ÉTUDE ANATOMIQUE ET PHYSIOLOGIQUE

TOME I

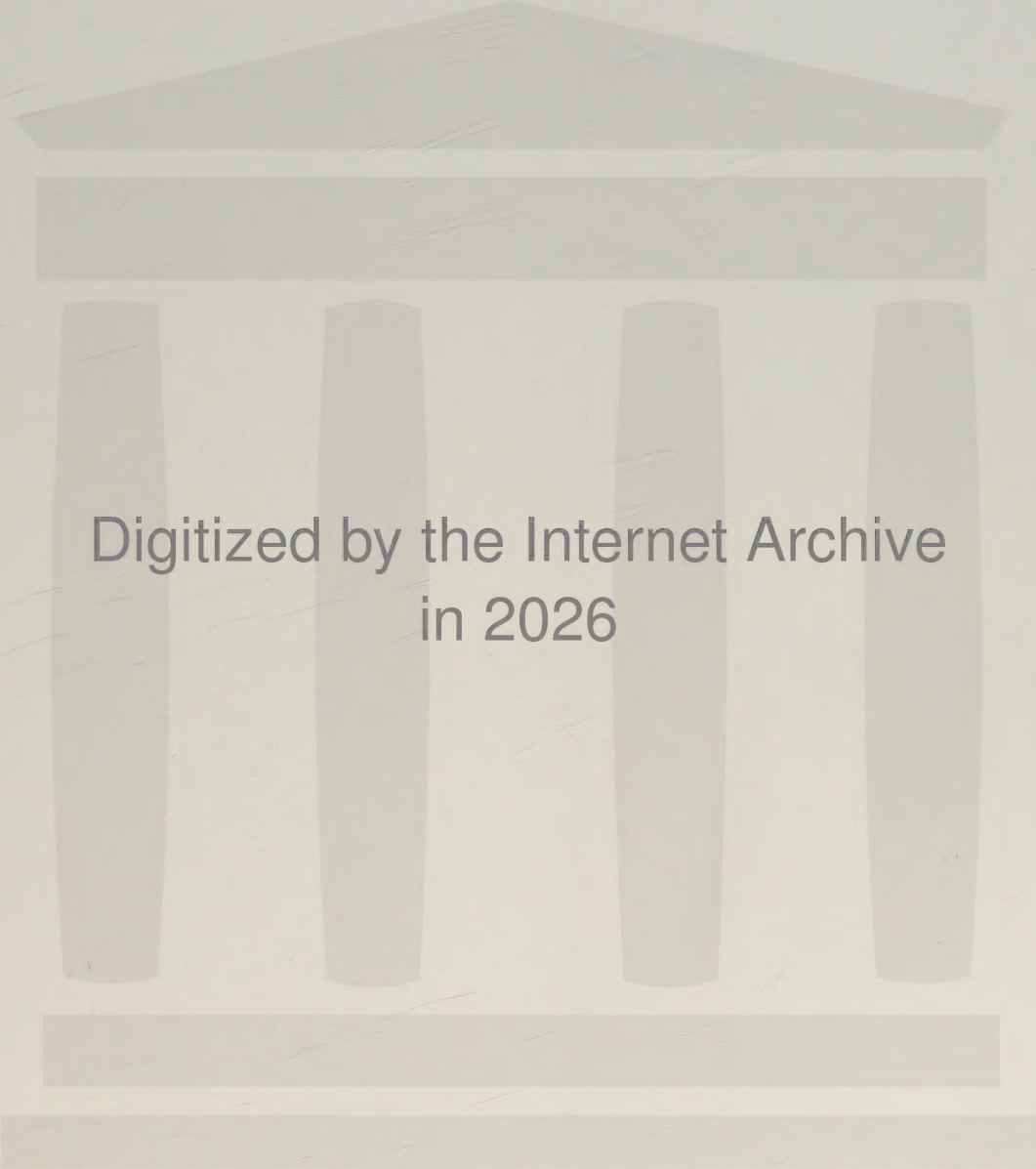
TEXTE

Soutenue le 19 Décembre 1970 devant la Commission d'Examen :

MM. POSSOMPÈS, *Président*

LE BERRE, *Examineur*

BILIOTTI, *Examineur*



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41550212_0005

A la mémoire de mon Père

A ma Mère

S O M M A I R E

REMERCIEMENTS	i
INTRODUCTION	iii

PREMIERE PARTIE

LEXIQUE	1
METHODOLOGIE	
1. L'EPHIPPIGERE COMME ANIMAL DE LABORATOIRE	
1.1 CONSTITUTION ET ENTRETIEN DU STOCK	10
1.1 a Lieux de récolte	
1.1 b Elevage	
1.1 c Maintien au laboratoire	
1.2 CONDITIONS EXPERIMENTALES	15
1.2 a Insectes libres	
1.2 b Insectes en contention	
2. L'EXPERIMENTATION	
2.1 INTERVENTIONS CHIRURGICALES	24
2.1 a Matériel	
2.1 b Mode opératoire	
2.2 AUTRES INTERVENTIONS	28
2.2 a Couverture partielle	
2.2 b Parabiose. Transfusions	
2.2 c Implants	
2.3 ELECTROPHYSIOLOGIE	30
2.3 a Matériel	
2.3 b Mise en place des électrodes chroniques	
2.4 HISTOLOGIE	32

RECEIVED



3. DETECTION ET QUANTIFICATION DE L'ACTIVITE	
3.1 DETECTION	33
3.1 a Microphone et filtre	
3.1 b Capteur de vibration	
3.1 c Electronique	
3.2 TRADUCTION OBJECTIVE	37
3.2 a Quantification	
3.2 b Traduction graphique	
3.2 c Dispositifs de sécurité et de contrôle	
3.3 EXPLOITATION DES RESULTATS	40
3.3 a Histogrammes	
3.3 b Précision et signification des résultats	
3.3 c Analyse des résultats	

DEUXIEME PARTIE

ETUDE DESCRIPTIVE

1. ALTERNANCE LUMIERE/OBSCURITE (L D)	
1.1 ECLAIREMENT NATUREL	46
1.2 ECLAIREMENT ARTIFICIEL	48
1.2 a Cycle normal (L D _n)	
1.2 b Cycle inversé (L D _i)	
1.2 c Cycles de périodicité inférieure à 24 h	
1.3 RESUME ET CONCLUSIONS	58
2. CONDITIONS CONSTANTES	
2.1 OBSCURITE PERMANENTE (D D)	60
2.1 a Adultes en obscurité permanente	
2.1 b Larves en obscurité permanente	
2.1 c Les données actuelles	
2.2 LUMIERE PERMANENTE (L L)	63
2.2 a Insectes éclos en lumière permanente	
2.2 b Insectes placés en lumière permanente après l'éclosion	
2.2 c Possibilité d'induction du rythme au cours de la diapause embryonnaire	
2.2 d Les données actuelles	
2.3 CONCLUSIONS : caractérisation du rythme d'activité stridulatoire d' <u>Ephippiger</u> en conditions constantes	70
2.3 a Nature circadienne	
2.3 b Variabilité	
2.3 c Règle d'ASCHOFF	

TROISIEME PARTIE

ETUDE EXPERIMENTALE

C H A P I T R E 1

RECHERCHES SUR LES BASES PHYSIOLOGIQUES DE L'ACTIVITE PERIODIQUE

1. MODALITES D'ACTION DU CYCLE L D SUR LE SYSTEME PERIODIQUE : ESSAI D'INTERPRETATION	
1.1 HYPOTHESE	74
1.2 ESSAI DE VERIFICATION EXPERIMENTALE	76
1.2 a Principe	
1.2 b Matinées froides	
1.2 c Nuits froides	
1.3 INTERPRETATION : VALEUR DE L'HYPOTHESE	77
1.4 AUTRES METHODES DE VERIFICATION	79
1.5 LES DONNEES ACTUELLES	81
1.5 a Bases expérimentales	
1.5 b Validité des hypothèses impliquant un déterminisme humoral	
1.6 CONCLUSIONS	85
2. LES STRUCTURES ET L'ACTIVITE PERIODIQUE	
A - PARTICIPATION DES STRUCTURES A L'ACTIVITE PERIODIQUE	
2.1 STRUCTURES ENDOCRINES :	
<u>CORPORA CARDIACA ET CORPORA ALLATA</u>	87
2.1 a Technique	
2.1 b Résultats	
2.1 c Les données actuelles	
2.1 d Conclusions	
2.2 STRUCTURES NEURO-ENDOCRINES	90
I. <u>Pars intercerebralis</u>	
2.2 a Technique	
2.2 b Résultats	
2.2 c Discussion	
2.2 d Les données actuelles	
2.2 e Conclusions	

II. <u>Ganglion sous-oesophagien</u>	102
2.3 STRUCTURES NERVEUSES	105
2.3 a Technique	
2.3 b Résultats	
2.3 c Discussion	
2.3 d Les données actuelles	
2.3 e Conclusions	

B - ACTIVITE PERIODIQUE

DES STRUCTURES

2.4 STIMULATION ELECTRIQUE DU CERVEAU	115
2.4 a Intérêt pour la compréhension du déterminisme de l'activité périodique	
2.4 b Technique	
2.4 c Résultats	
2.4 d Conclusions	
2.5 NEUROSECRETION DE LA <u>PARS INTERCEREBRALIS</u>	119
2.5 a Considérations générales	
2.5 b Technique	
2.5 c Résultats	
2.5 d Discussion	
2.5 e Les données actuelles	
2.5 f Conclusions	

C H A P I T R E 2

LE PROBLEME DE LA PHOTORECEPTION

1. LES VOIES OPTIQUES NORMALES	
1.1 LES YEUX ET LES OCELLES	132
1.1 a Principes de l'expérimentation et méthodologie	
1.1 b Destruction des ocelles. Résultats	
1.1 c Destruction des yeux seuls. Résultats	
1.1 d Destruction des yeux et de l'ocelle médian. Résultats	
1.1 e Destruction des yeux et des 3 ocelles. Résultats	
1.1 f Discussion	
1.1 g Les données actuelles	
1.2 LE LOBE ET LE TRACTUS OPTIQUES	143
1.2 a Excision du lobe optique	
1.2 b Section du tractus optique	
1.2 c Discussion	
1.2 d Les données actuelles	
1.3 CONCLUSIONS	149

2. RECHERCHE DU PHOTORECEPTEUR CEPHALIQUE	
2.1 DELIMITATION GLOBALE DU SITE DE PHOTORECEPTION	149
2.1 a Noircissement du crâne	
2.1 b Capuchon céphalique	
2.1 c Cycle alternant : tête/thorax-abdomen	
2.1 d Les données actuelles	
2.1 e Conclusions	
2.2 EXPERIMENTATION CONCERNANT LE ROLE PHOTORECEPTEUR DU CERVEAU	155
2.2 a Les bases de l'hypothèse et la méthodologie	
2.2 b Résultats	
2.2 c Conclusions	
2.3 POSSIBILITES D'UNE PHOTORECEPTION PAR LE GANGLION SOUS-OESOPHAGIEN	160
2.3 a Hypothèses	
2.3 b Résultats	
2.3 c Conclusions	
2.4 CONCLUSIONS SUR LE PROBLEME GENERAL DE LA PHOTORECEPTION	163
CONCLUSIONS GENERALES	166
ANNEXE	
BIBLIOGRAPHIE	

REMERCIEMENTS

Je ne sais si ce travail contribuera autant que je le souhaite à la "défense et illustration" de la Recherche Agronomique dans un moment où elle se voit imposer le pragmatisme comme mètre-étalon de l'intérêt des travaux et de la valeur des résultats. L'outrance de la situation présente ne me fait d'ailleurs que mieux apprécier les moyens qui m'ont été donnés pendant ces années où j'ai appris à l'I.N.R.A. le métier de chercheur. C'est donc d'abord à M. le Directeur Général de l'I.N.R.A. et à tous ceux qui, aux divers niveaux, détiennent dans cette maison le pouvoir de choisir et diriger, que va ma gratitude.

Le souvenir que j'ai gardé de son enseignement, tant pratique que magistral, à l'époque -déjà lointaine- où j'étais étudiant en Zoologie, m'a très naturellement amené à demander à M. le Professeur POSSOMPES de bien vouloir être le Directeur de cette thèse. Je lui suis spécialement reconnaissant de m'avoir fait l'honneur d'accepter cette charge et celle de Président du Jury.

A l'autorité entomologique qui est la sienne, M. BILIOTTI joint, à mes yeux, celle d'un Chef de Département qui a manifesté à l'égard de mes recherches un intérêt nouveau, tant scientifique qu'administratif. A ce double titre, je lui suis très obligé d'avoir bien voulu être aujourd'hui au nombre des membres de ce Jury.

Enfin, je dois à M. le Professeur LE BERRE des remerciements tout particuliers pour l'extrême amabilité qu'il a eue de s'offrir à lire le manuscrit de ce travail. Le temps qu'il m'a consacré dans cette tâche, qui ne manqua sans doute pas d'être parfois fastidieuse, tout comme les remarques nombreuses et pertinentes dont il m'a fait bénéficier, me donnent une juste idée de ce dont je lui suis redevable.

Il est certain qu'un travail comme celui-ci n'aurait pu être entrepris sans un appareillage électronique complexe dont la conception et la réalisation ont été l'oeuvre de MM. ANDRIEU, TURPIN et SIMONNOT. Pareillement, de nombreux travaux de mécanique ont été nécessaires pour la construction des divers dispositifs expérimentaux que j'ai été amené à utiliser. Je les dois à MM. HENRY, BONY et BAKALOWICZ. J'ai eu d'innombrables fois recours aux uns et aux autres, et c'est toujours complaisamment qu'ils m'ont apporté le secours de leur compétence. A eux tous j'adresse mes sincères remerciements.

.../...

Je dois réserver une place toute particulière à M. LEMYRE qui, pendant les quatre ans écoulés, a été pour moi un collaborateur des plus précieux. Avec application et conscience, il s'est acquitté de cette tâche ingrate qu'est la transcription graphique de milliers d'heures d'enregistrement numérique ; il a de même assuré dans les meilleures conditions l'élevage des insectes au laboratoire. Je lui dois aussi l'essentiel de l'illustration de ce travail. Qu'il trouve ici le témoignage de ma gratitude.

De même, et depuis bien des années, Mlle PALY s'est trouvée associée à mes recherches où, à divers titres, elle a pris une part importante. Je lui en garde une profonde reconnaissance.

J'ai trouvé en Mme MOREUIL, Mlle HAAS, et par le passé Mme BLANCHOT, des documentalistes - à l'occasion des traductrices - dont l'aimable compétence a grandement facilité mon travail. Aux remerciements que je leur dois, je tiens aussi à associer Mme LOUVEAUX.

Soit dans l'examen statistique des résultats, soit dans leur traitement mathématique, Mlle SOLARI, M. DZIEDZIC, M. ESCUDIE de la Faculté catholique des Sciences de Lyon, M. TOMASSONE et Mme TASSENCOURT, du Service de Biométrie du C.N.R.Z., m'ont apporté à plusieurs reprises une aide dont j'apprécie tout le prix. M. GOILLOT et ses collaborateurs du Service de Métrologie de l'I.N.R.A. m'ont pareillement obligé de leur efficace collaboration.

Je tiens de même à témoigner ma reconnaissance à M. VERGÉ qui m'a amicalement consacré bien des soirées pour tirer le meilleur parti photographique des coupes dont je souhaitais donner une image dans cette thèse. Dans ce même domaine, l'assistance de M. SCANDOLO et de Mme EUCHER m'a été très précieuse, ainsi que par le passé, celle de Mme GHILINI pour les travaux d'histologie.

Je me fais aussi un agréable devoir de citer à l'ordre de l'Entomologie le Lieutenant BREUIL qui, à la tête des sous-officiers et soldats du 1er escadron du 1er Régiment de Cuirassiers est parvenu à capturer sur le terrain du Camp de Mailly quelque 250 Ehippigrès qui y étaient retranchés, m'évitant ainsi de longues prospections dans des stations incomparablement moins riches.

La gratitude que j'ai à l'égard du personnel administratif du laboratoire où ce travail a été conduit, va de façon plus particulière à Mme BREZAUULT pour les multiples services que, depuis bien des années, elle m'a rendus.

A Mme CHANCRIN qui, avec intelligence et habileté, a dactylographié ces pages, j'adresse aussi mes remerciements.

Enfin, car il est vrai qu'un certain climat moral n'est pas indifférent au progrès d'un travail de cet ordre, j'ai été sensible à la sympathie et à l'amitié que m'ont de longue date témoigné M. BRIEU, mes collègues VINCENT et BREMOND, le Dr. GRMEK, Mme GUINOT-GRMEK, et parmi d'autres encore, mes camarades syndicalistes.

I N T R O D U C T I O N

L'ESPRIT, LA METHODE ET LES CONNAISSANCES

1 LES DIVERS ABORDS DU PROBLEME

L'étude des rythmes d'activité, lorsque l'on considère son développement depuis une vingtaine d'années, offre un exemple très démonstratif de la diversité des voies par lesquelles un même problème peut être abordé. Si l'objectif commun demeure sans doute la compréhension des mécanismes, c'est-à-dire la construction d'une explication déterministe, la démarche intellectuelle par laquelle on s'efforce ici de l'atteindre, peut essentiellement se rattacher à deux tendances principales : le pragmatisme expérimental et la conceptualisation logique qui, toutes deux, tirent évidemment de l'observation descriptive les matériaux sur lesquels elles se développent.

Ces trois niveaux, le descriptif, l'expérimental et le conceptuel, représentent aussi les étapes par lesquelles passe la pensée scientifique pour aboutir à la connaissance. Pourtant, ce schéma idéal est bien rarement suivi, et une analyse un peu approfondie des études biorythmiques fait apparaître, bien moins une articulation et une interdépendance entre les niveaux, qu'un cloisonnement autorisant leur progression propre.

S'il est vrai que l'observation demeure la base commune d'investigations ultérieurement divergentes, ce stade initial lui-même finit par devenir un champ d'étude à partir duquel les incursions dans le terrain expérimental, par exemple, ne semblent pas obligatoirement s'imposer. Cette tendance à un développement quasi autonome caracté-

rise plus nettement encore les deux autres niveaux précédemment définis.

Le tableau de nos connaissances dans le domaine de la chronobiologie se présente ainsi comme un triptyque dans les trois volets duquel s'inscrivent séparément les données issues de l'observation, celles qui procèdent de la méthode expérimentale, celles enfin qui résultent de la construction de schémas logiques.

S'il existe une différence de degré entre les recherches limitées au seul plan de l'observation et celles qui se situent sur celui de l'expérimentation, ces dernières, par contre, se séparent de l'investigation logique par une profonde différence de nature. En effet, tant l'esprit dans lequel l'une et l'autre sont menées que le type de connaissance qu'elles apportent, tant la méthodologie que l'objet auquel on l'applique, sont distincts.

2 ESSAI DE CARACTERISATION

La reconnaissance des caractères spécifiques de ces trois directions de recherche peut se faire aisément si on les analyse successivement sur trois plans : celui de l'objet, celui de la méthode, celui de la nature des données acquises.

L'objet

La réponse à une situation, naturelle ou expérimentale, peut être recherchée à deux niveaux : niveau global du système que représente l'animal considéré dans l'une des manifestations de son activité (locomotion, consommation d'oxygène, changement de pigmentation, etc.); niveau particulier de la structure que constituent l'organe, le tissu, la cellule, envisagés soit en tant que simples effecteurs, soit en tant que responsables possibles des réponses observées au niveau du système (cf. rôle du ganglion sous-oesophagien selon HARKER). Système et structure sont donc les objets sur lesquels on choisit de décrire ou de mesurer les effets d'une action créée expérimentalement (ex. : lumière

monochromatique), ou prise dans l'environnement naturel (ex. : cycle nyctéméral). On étudiera ainsi l'effet de l'éclairement continu (action) sur l'activité locomotrice (système), ou sur la neurosécrétion de la pars intercerebralis (structure).

Il est donc déjà possible de caractériser les trois "tendances" reconnues précédemment par le type d'objet qu'elles considèrent :

tendance descriptive	}	système
tendance analytique		
tendance expérimentale:		structure

La méthode

Il faut distinguer ici les méthodes d'action sur l'objet et les méthodes de mise en évidence ou de mesure de sa réponse. Les premières, en particulier, représentent un nouvel élément de caractérisation des trois orientations.

a. Méthodes d'action sur l'objet. Une première constatation s'impose dès l'abord de façon très évidente : tout un aspect de la connaissance des phénomènes rythmiques s'élabore, dans les recherches analytiques et dans les études descriptives, sans que jamais il ne soit recouru à l'intervention chirurgicale. Il est assez évident que la nature même de l'objet considéré (le système), excluant par définition l'utilisation d'une telle technique, impose corrélativement l'emploi de méthodes qui lui soient spécifiquement adaptées. De façon quasi exclusive, ces méthodes font appel à la variation des paramètres de l'énergie et à celle de leur distribution temporelle. Si l'énergie calorifique et sa modulation sont parfois utilisées, c'est l'énergie lumineuse qui, de très loin, constitue le mode d'action le plus général. La durée du temps de lumière par rapport au temps d'obscurité (depuis la technique classique des photopériodes en "jours longs" et en "jours courts", jusqu'à celle des "skeleton photoperiods" où le temps d'obscurité peut être simplement troué par un unique éclair de quelques millisecondes), les cycles de phase et de durée constantes où la variable est l'inten-

sité, la sélection de bandes spectrales, sont les principaux outils méthodologiques employés dans ces directions de l'investigation qui se limitent à la considération des systèmes.

Si le système est un objet dont l'étude, globale par définition, peut reposer sur une certaine uniformité des méthodes, les structures, du fait même de leur diversité, nécessitent la mise au point d'une grande variété de moyens d'action spécifiques : réfrigération ou illumination localisées, culture de tissus, emploi d'agents pharmacodynamiques, mais où la place des interventions chirurgicales reste toujours prépondérante (ablation, destruction, implantation, parabiose).

L'emploi de ces moyens très spécialisés n'est évidemment pas exclusif du recours à certaines techniques de "manipulation" des photopériodes empruntées à la méthodologie des recherches analytiques. Ainsi, en soumettant l'animal à un éclairage continu ou à un cycle L D déphasé on s'efforcera, par exemple, d'établir l'importance que peuvent avoir les lobes optiques, les ocelles ou les corpora cardiaca dans la forme de l'activité qu'il manifeste.

b. Méthodes de mise en évidence et de mesure de la réponse. Ici encore, la distinction est manifeste. Les méthodes utilisées dans l'étude du système : observation, comptage et procédés divers de traduction objective de l'activité (actographie), ne représentent qu'une faible partie de l'arsenal méthodologiques requis pour l'exploration au niveau des structures. En effet, la description ou la quantification de l'activité fait ici appel aux diverses techniques du laboratoire de physiologie, de cytologie et de biochimie : histologie (pour la reconnaissance des activités cellulaires cycliques), histochimie (pour la caractérisation des produits formés), dosages, spectrophotométrie, emploi d'éléments marqués (autoradiographie), électrophysiologie, etc.

* Voir Lexique.

La nature des données acquises

S'il est normal qu'un même phénomène étudié à deux niveaux (le système et les structures) au moyen de méthodologies distinctes, conduise à deux aspects différents de la connaissance, ce résultat est pourtant bien autre chose qu'une simple conséquence : il représente en vérité l'objectif initialement fixé en fonction de quoi ont été choisis, et l'objet et la méthode. Ainsi, les données acquises sont-elles, dans l'analyse qu'on peut en faire, indissociables de la démarche de pensée qui, au départ, a établi la direction et les limites du champ d'investigation, et par là même, défini ce que nous avons caractérisé comme tendance..

a. La tendance descriptive qui étudie l'objet (système) dans les conditions naturelles ou dans des situations artificielles simples (L D_i, LLL, D D)* au moyen d'une méthode dont les éventuelles subtilités ne concernent que les procédés de détection et d'enregistrement de l'activité (actographie), fournit une collection de données disparates relatives à la caractérisation globale du phénomène (activité diurne ou nocturne, réponse aux conditions constantes, etc.), et dans le meilleur des cas, à sa mesure.

Lorsqu'elles ne constituent pas la simple introduction à une recherche plus approfondie, les études descriptives, du fait de leur extrême dispersion (tant pour ce qui est des espèces considérées que des conditions d'observation) et de leur caractère souvent superficiel, représentent une somme de données peu exploitables.

b. Ce qui a été dit précédemment de la tendance expérimentale permet de la définir comme une interrogation des structures dans laquelle le classicisme de la démarche d'esprit s'allie fréquemment à un extrême raffinement des méthodes. L'objectif idéal que s'assignent les recherches expérimentales est fondamentalement la mise en évidence des différents maillons de la chaîne d'événements qui mènent à la manifesta-

* Voir Lexique.

tion rythmique de l'activité. La recherche se développe donc sur deux plans : celui des structures (identification des organes qui constituent le substrat anatomique des phénomènes étudiés) et celui des fonctions (nature des processus physiologiques qui entrent en jeu).

Un tel programme est précisément celui de toutes les études physiologiques, mais si, pour ces dernières, il a pu être mené assez loin pour conduire à une somme de connaissance très remarquable (mécanisme de la mue ou de la diapause, par exemple), sa réalisation n'est encore que très imparfaite dans le domaine des rythmes d'activité où les données contradictoires et les évidences négatives forment l'essentiel d'un bilan particulièrement mince. C'est ainsi que les structures de photoréception de la commande lumineuse restent en définitive inconnues (l'oeil, l'ocelle, l'un et l'autre, aucun des deux, sont des conclusions entre lesquelles la littérature offre le "choix") ; la participation hormonale - logiquement impliquée dans bien des cas - n'a pas davantage été prouvée, et si l'ablation de telle structure a pu, dans certains exemples, abolir le rythme ou diminuer l'activité, rien ne démontre que cet effet ne soit pas la simple conséquence de la perturbation provoquée dans une autre fonction. On notera d'ailleurs qu'aucun rythme n'a jamais été indiscutablement induit par l'implantation d'un quelconque organe. Si les preuves de la nature endocrine de l'"oscillateur" biologique restent à trouver, nul élément expérimental ne permet pour autant de fonder solidement l'hypothèse de sa nature nerveuse. Sans doute n'est-ce d'ailleurs pas dans cette conception dualiste qu'on peut espérer une solution.

Pourtant, si une barrière (méthodologique, conceptuelle ?) a jusqu'à présent empêché les recherches expérimentales d'aboutir à une explication déterministe, elles ont cependant produit un ensemble de résultats tout à fait positifs, qui, à défaut d'apporter une explication du phénomène, ont la qualité d'en montrer l'étendue et la généralité. C'est ainsi que de nombreuses manifestations vitales, consommation d'oxygène, teneur de l'hémolymphe en certains sucres, activité électrique spontanée du système nerveux, synthèse de l'ARN, sensibilité aux toxiques, etc., ont pu être placées durant les dix dernières années au nombre des

activités périodiques (v. Tableau 2, en Annexe). Il apparaît donc clairement que la locomotion, et accessoirement la pigmentation, ne sont que les formes les plus immédiatement perceptibles par l'observateur d'un caractère qui s'exprime tout autant, pour peu qu'on l'y recherche à des niveaux moins apparents du fonctionnement de l'organisme.

Ces données, que seules pouvaient produire les recherches expérimentales, offrent un double intérêt. D'une part, elles entraînent un notable élargissement du concept de rythmicité biologique; d'autre part, les manifestations qu'elles concernent peuvent toutes être prises comme autant d'objets nouveaux pour les études visant à préciser les mécanismes de l'activité rythmique. Désormais, il est parfaitement pensable d'étudier les effets de l'obscurité permanente, ceux de l'ablation des corpora allata ou de la destruction des yeux, non plus uniquement sur la seule activité locomotrice, mais sur les rythmes de consommation d'oxygène ou de synthèse de l'ARN, par exemple. Une telle augmentation du nombre des expressions rythmiques offertes à l'investigation, est peut-être le meilleur espoir de voir les recherches expérimentales déboucher enfin sur la compréhension du phénomène.

c. La tendance analytique, nous l'avons vu, peut se caractériser comme une interrogation du système, ce qui revient à dire que l'animal est un peu considéré comme une boîte que l'on s'interdit d'ouvrir pour examiner le mécanisme qu'elle contient. Ce mécanisme, globalement désigné sous le nom d'"oscillateur", est donc pris comme un tout dont on cherche, de l'extérieur, à reconnaître les propriétés et à définir les limites de fonctionnement, conception manifestement héritée des études sur les rythmes végétaux.

Incontestablement, les recherches analytiques ont déjà atteint quelques-uns des objectifs qui sont normalement les leurs. Ainsi, on sait assez précisément comment l'activité rythmique évolue en l'absence de synchronisateurs externes (conditions constantes), et de quelle manière l'intensité d'un éclaircissement continu intervient sur la période et sur le niveau de l'activité. De même, la capacité de synchronisation du système et ses limites commencent, elles, à apparaître nettement (effet

de la rupture de l'obscurité par un éclaircissement périodique de courte durée, entraînement par un cycle L D différent de 24 h, etc.).

Ces relations établies entre le fonctionnement du système et l'apport extérieur d'énergie (sous ses aspects d'amplitude, de durée et de distribution temporelle) ont pu permettre la formulation de règles qui définissent le sens et la grandeur de la variation du phénomène en réponse aux conditions imposées.

Cette systématisation, jointe à l'emploi fréquent de symboles pour représenter les diverses grandeurs considérées, ne signifie pas pour autant que les recherches analytiques soient parvenues au stade de la traduction mathématique de ce qu'elles décrivent. S'il est vrai que divers modèles mathématiques d'oscillateurs ont été proposés, et si la simulation électronique de leur fonctionnement a été faite, il ne s'agit là que du résultat d'explorations parallèles, et non de la création d'une nouvelle voie d'étude. Au total, les recherches analytiques ont à leur actif une somme de données positives importante, et, par là, on pourrait être tenté, d'un point de vue pragmatique, de conclure qu'elles sont la meilleure orientation pour les études à venir*. En vérité, il est aisé de voir que ce seul aspect numérique est peu significatif, puisque la nature même de leur apport les assure d'une moisson de faits toujours substantielle : écartant par définition la confrontation de l'hypothèse avec la réalité à son niveau organique et physiologique, elles évitent du même coup le considérable déchet qui résulte ordinairement de cette épreuve.

Certes, les faits récoltés constituent le matériau d'une construction très satisfaisante pour l'esprit, mais si l'on considère que la fin dernière de toute recherche biologique est une explication concrète

* L'examen des deux ouvrages collectifs les plus importants consacrés aux activités périodiques, Biological Clocks (Symposium de Cold Spring Harbor, 1960) et Circadian Clocks (1964), permet une constatation intéressante : sur 36 communications consacrées aux Invertébrés, ou d'ordre général, 13 sont de nature expérimentale, et 23 appartiennent à la tendance analytique (dont 8 concernent les modèles mathématiques).

des phénomènes, on doit convenir que, se limitant à établir entre ces phénomènes des relations logiques, les recherches analytiques n'expliquent en définitive rien.

Par la démarche intellectuelle qu'elle impose, par le recul qu'elle force à prendre à l'égard du fait matériel, la tendance analytique fournit à coup sûr un outil méthodologique d'un grand intérêt dans la mesure où son emploi conduit finalement à porter l'investigation sur le plan expérimental.

L'erreur serait de vouloir lui trouver une finalité intrinsèque.

3 SITUATION ET OBJECTIF DES RECHERCHES PRESENTÉES ICI

Dès le départ, et de façon délibérée, ce travail a été entrepris, organisé et conduit dans l'esprit et au moyen des méthodes qui caractérisent la tendance expérimentale, avec pour objectif, une contribution à la connaissance des bases organiques et physiologiques de l'activité rythmique. C'est dire que l'on n'y trouvera de données descriptives que celles indispensables à une présentation cohérente du phénomène. Ainsi, bien des situations dont on aurait pu être curieux de connaître l'effet sur l'animal, n'ont pas été créées ou n'ont fait l'objet que d'un rapide examen : tel est, par exemple, le cas des bandes spectrales ou des intensités lumineuses variables qui n'est pas abordé, celui encore des cycles d'éclairement d'une période différente de 24 h dont le développement est assez sommaire. A cette sélection dans l'éventail quasi infini des situations expérimentales possibles, il y a deux raisons impératives et complémentaires. D'une part, outre qu'il n'y a guère à attendre, du fait de l'orientation donnée à ce travail, de l'emploi de certaines techniques d'investigation (les diverses "manipulations" de photopériodes, par exemple), la méthodologie propre à laquelle on doit obligatoirement recourir est d'une ampleur et d'une diversité telles que son exploitation complète et approfondie est hors du possible. On admettra donc qu'un minimum de rigueur commandait d'écarter ce qui, en fonction du but fixé, apparaissait comme annexe ou accessoire.

D'autre part, à la différence de la Blatte, de la Locuste ou de la Drosophile, l'Ephippigère ne peut faire l'objet d'un élevage permanent, et sa "disponibilité" n'excède pas quatre mois par an. Ce "facteur temps" impose donc à son tour la même nécessité d'un choix sévère dans les directions de l'expérimentation.

Essentiellement, ces directions sont au nombre de deux : l'une conduite à la recherche du rôle possible des structures endocrines et nerveuses dans la manifestation rythmique de l'activité, l'autre concerne les structures photoréceptrices par l'intermédiaire desquelles agit la commande lumineuse synchronisatrice.

Le premier thème est donc celui de toutes les recherches de la tendance expérimentale. Les résultats - nous l'avons indiqué précédemment - en sont assez peu consistants pour qu'il ait paru justifié de tenter de les vérifier, voire de les accroître, sur un matériel original et à propos d'une manifestation d'activité jamais encore étudiée : la stridulation. Il est toutefois nécessaire de dire qu'après la conclusion de cette partie de notre travail, le champ encore ouvert à l'investigation pour une explication satisfaisante du phénomène demeure considérable ...

Si la seconde direction a conduit à un développement expérimental plus original, c'est qu'à la différence des formations endocrines ou nerveuses, les structures photoréceptrices n'ont été le plus souvent l'objet que d'études superficielles et critiquables d'un point de vue méthodologique. Les conclusions hâtives et contradictoires qu'on en a tiré n'ont fait que masquer la complexité réelle du problème.

La manifestation rythmique considérée presque exclusivement dans ce travail est la stridulation, aussi est-il opportun de souligner, pour terminer, qu'une telle manifestation ne doit pas être regardée comme une forme annexe ou particulière de l'activité. S'il est vrai qu'elle n'a pas un caractère aussi général que la locomotion, pour la raison évidente que tous les insectes ne possèdent pas un appareil stridulatoire, elle représente cependant, quand elle existe, l'activité mécanique

la plus importante d'insectes qui se déplacent peu. De plus, la régularité de sa distribution temporelle, au moins égale à celle de la locomotion, ainsi que la possibilité qu'elle offre d'une quantification rigoureuse, en font une grandeur qui répond particulièrement bien aux exigences de l'étude des rythmes.

P R E M I E R E P A R T I E

L E X I Q U E

M E T H O D O L O G I E

L E X I Q U E

Comme toutes les disciplines scientifiques, celle qui s'attache à l'étude des rythmes biologiques s'est constitué un vocabulaire pour désigner les notions, les phénomènes et les grandeurs qu'elle considère.

En dehors de vocables dont l'usage lui est strictement propre, elle emploie aussi une terminologie empruntée aux mathématiques et à la physique. De ce passage résulte toujours une certaine distorsion ou un élargissement de signification par rapport à l'acception originelle. La définition des termes paraît donc être un travail liminaire indispensable.

Lorsqu'un répertoire de mots est encore en cours de création, et qu'ainsi les références à l'"usage" sont parfois insuffisamment établies, il convient de ne pas rechercher l'originalité facile qui consiste à rebaptiser d'un mot nouveau ce qui a déjà été convenablement désigné d'une autre appellation, ou à modifier un sens généralement admis. Nous pensons avoir évité ce travers, et le vocabulaire dont il est fait usage dans ce qui suit ne diffère pas essentiellement de celui déjà recensé et explicité par ASCHOFF, KLOTTER et WEVER en 1965.

Signalons enfin que ce vocabulaire ne recouvre pas la totalité de la terminologie chronobiologique et que, se limitant à la définition des seuls termes dont il sera fait usage par la suite, il n'a aucune ambition lexicographique.

* * *

ACTIVITE

Toute manifestation vitale, considérée au niveau de l'individu, de l'organe ou de la cellule, susceptible de présenter une variation périodique. Si l'activité locomotrice est la forme la plus souvent étudiée, elle n'a cependant aucune qualité intrinsèque lui conférant un caractère représentatif particulier. Des manifestations telles que la coloration, la stridulation, l'émission de lumière (niveau de l'individu), l'activité électrique, sécrétrice (niveau de l'organe ou de la cellule), sont autant d'expressions également significatives.

ALTERNANCE

Ordinairement employé dans l'expression "alternance lumière-obscurité", désigne une situation expérimentale caractérisée par une distribution temporelle régulière dans laquelle, à un temps de lumière, fait suite un temps d'obscurité (v. TEMPS).

SYN. : (conditions d')éclairage cyclique(s), cycle lumière-obscurité, cycle L D.

ANT. : conditions constantes.

SYMBOLE : L D. Les auteurs de langue anglaise et de langue allemande utilisent les mêmes symboles pour représenter le temps de lumière : L (= light, Licht), et le temps d'obscurité : D (= darkness, Dunkel). Le français pouvant pareillement adopter le symbole L (= lumière), il nous a paru préférable de conserver la formule entière, dans sa forme internationalement connue, plutôt que d'employer un "L O" (O = obscurité) tout à fait inhabituel.

Les durées respectives de L et de D, exprimées en heures, sont indiquées par deux nombres que sépare le signe : . Ainsi, pour une alternance correspondant à 14 h de lumière et 10 h d'obscurité, on écrira :

L D 14 : 10.

Par convention, l'alternance dans laquelle les temps de lumière et d'obscurité correspondent au jour et à la nuit cosmiques, sera qualifiée ici de cycle normal (L D_n). La situation réciproque correspond au cycle inversé (L D_i).

CIRCADIEN

(HALBERG 1959) Du latin circa diem : environ un jour (c'est-à-dire environ 24 h). Adjectif caractérisant un rythme d'activité qui acquiert une période peu différente de 24 h dans des conditions constantes de lumière ou d'obscurité. Si l'expression "rythme journalier" (avec ses équivalents anglais : "daily rhythm", et allemand : "Tagesperiodik") est critiquable du fait de l'ambiguïté qui, dans les trois langues, s'attache au mot jour (jour : par opposition à la nuit, ou jour : durée égale à 24 h), il n'est pourtant pas possible de la remplacer systématiquement par celle de "rythme circadien" considérée comme simple synonyme. En effet, une activité périodique ne peut être dite "circadienne" que si, en conditions constantes : (i) elle demeure périodique, (ii) si sa période n'est plus égale à 24 h (v. LIBRE COURS). En l'absence de cette démonstration, le rythme doit être qualifié de "nycthéméral".

CONDITIONS CONSTANTES

Situation dans laquelle l'animal n'est soumis à aucune variation, périodique ou non, des facteurs contrôlés de l'environnement expérimental. Dans son usage courant, cette expression désigne essentiellement les conditions de lumière ou d'obscurité permanente, mais elle sous-entend aussi que la température est maintenue à une valeur fixe. Toutefois, il est évident que des conditions véritablement constantes ne sont pratiquement jamais réalisées pour la raison que des paramètres aussi banals que l'humidité ou la pression ne font en général l'objet d'aucune régulation, et que d'autres, en dehors d'études très spécialisées, sont rarement pris en considération : l'ionisation de l'air, les rayons cosmiques, les forces gravitationnelles, les champs magnétiques et électrostatiques. On notera d'ailleurs que certains auteurs soutiennent la thèse selon laquelle les rythmes dont on observe le maintien en "conditions constantes" sont, en fait, réglés par des synchronisateurs géophysiques ou cosmiques (cf. revue donnée par BROWN, 1965).

SYMBOLES : Obscurité constante : D D

Lumière constante : L L

CYCLE

Il semble que l'usage se soit établi de réserver le mot cycle pour désigner ceux des phénomènes biologiques dont la périodicité n'est pas liée à une cause cosmique, elle-même périodique (cycle ovarien, cycle reproductif). Inversement, rythme est employé, soit pour des phénomènes de courte période (rythme cardiaque, respiratoire, de division cellulaire), soit pour des phénomènes dont la variation dans le temps est réglée sur la révolution d'événements cosmiques (rythme nycthéral, de marée, lunaire, annuel). En définitive, si l'on tend à ne pas employer indistinctement cycle et rythme, la règle tient plus à l'usage qu'à une différence profonde entre les notions représentées.

On notera cependant que cycle convient seul pour désigner la variation périodique d'un phénomène cosmique ou physique : cycle thermique, lunaire, lumière-obscurité, etc., et qu'inversement, rythme s'applique toujours à une manifestation biologique.

SYN. : rythme (dans les limites définies précédemment).

DER. : cyclique. Si une certaine nuance existe au niveau des substantifs, elle s'efface totalement pour les adjectifs, et ainsi, cyclique, rythmique et périodique sont absolument équivalents pour qualifier le caractère de répétition régulière d'un phénomène.

ANT. : pour l'adjectif seul : acyclique (= arythmique, apériodique) : qui ne présente pas un caractère de répétition régulière. Une activité est dite acyclique (arythmique, apériodique) quand les intervalles de temps qui séparent des états identiques (début ou fin d'activité, maximum d'amplitude) sont inégaux, ou, a fortiori, quand elle se manifeste de façon aléatoire.

ENTRAINEMENT v. SYNCHRONISATION

HORLOGE INTERNE

Organisation hypothétique supposée commander la manifestation rythmique de l'activité, l'horloge interne est une notion purement théorique qui trouve sa place dans la construction des modèles analogiques de l'acti-

tivité périodique. Toutefois, l'analyse des données expérimentales en implique obligatoirement l'existence, sans qu'il soit pour autant possible de préciser sa nature organique et physiologique. Si la tendance actuelle est de préférer à "horloge interne" le mot oscillateur, il n'apparaît pas que ce changement d'appellation traduise un réel changement de concept.

SYN. : oscillateur.

LIBRE COURS

Traduction de l'expression anglaise "free running". Type d'activité présentée par un animal placé en conditions constantes (lumière ou obscurité) et qui se caractérise par une période différente de 24 h. L'activité en libre cours, qui est le critère du caractère circadien d'un rythme d'activité et de sa nature endogène, correspond au fonctionnement d'un oscillateur à sa période propre.

NYCTHEMERAL

Du grec nux, nuktos : nuit et hemera : jour. Qualifie l'espace de temps formé par la succession d'une nuit et d'un jour, c'est-à-dire 24 h.

Un animal est mis en cycle nycthémeral lorsqu'il est soumis à l'alternance du jour et de la nuit cosmiques. Le rythme qu'il manifeste alors est, lui aussi, qualifié de nycthémeral si sa période est égale à 24 h. Nycthémeral a donc un sens nettement distinct de circadien.

OSCILLATEUR v. HORLOGE INTERNE

PERIODE

I. Utilisé aussi bien pour quantifier la distribution temporelle du cycle lumière-obscurité et celle de l'activité, que pour désigner la durée pendant laquelle est maintenue, soit la lumière, soit l'obscurité, le mot période est couramment pris dans des acceptions diverses et parfois critiquables.

Au sens strict, la période se définit, dans un mouvement oscillatoire sinusoïdal, comme le temps qui s'écoule entre deux passages successifs et de même sens dans une même position. Or, les variations de grandeur des activités biologiques autant que l'alternance lumière-obscurité ne peuvent que très exceptionnellement être assimilées à des systèmes oscillants sinusoïdaux. Cependant, l'emploi du mot période pour désigner l'intervalle de temps minimal qui sépare deux états semblables pris comme référence (début d'activité par exemple, ou passage $L \rightarrow D$), constitue une extension naturelle de signification qui ne peut prêter à confusion, et qui, de plus, est parfaitement consacrée à l'usage*.

II. Par contre, l'utilisation de ce même mot dans son sens courant d'"espace de temps durant lequel se déroule continuellement un certain événement" est sans doute peu souhaitable du fait de la confusion qui peut s'établir avec la première acception. Aussi, des expressions comme période lumineuse, période obscure, période d'activité, pour désigner la durée pendant laquelle est maintenue la lumière ou l'obscurité, ou pendant laquelle l'animal est actif, devraient-elles être évitées. Pour notre part, nous leur avons préféré les appellations non équivoques de temps de lumière, temps d'obscurité, temps d'activité.

On notera qu'est pareillement condamnable, et pour des raisons semblables, l'emploi dans le même sens du mot phase (phase lumineuse ou obscure, photophase, scotophase, phase d'activité).

DER. : périodique (v. CYCLE).

ANT. : apériodique (v. CYCLE).

SYMBOLE : T.

* On notera d'ailleurs qu'il serait peu pratique de donner une mesure temporelle de phénomènes lents comme le sont les activités biorythmiques autrement que par la période, puisqu'elle a l'avantage de pouvoir s'exprimer dans une unité de temps quelconque (seconde, minute, heure). La fréquence, qui se définit comme le nombre de périodes par seconde, serait d'un maniement plus complexe, et surtout, donnerait une expression peu "parlante" de la grandeur du phénomène : une période de 24 h correspond en effet à une fréquence de $1,15 \cdot 10^{-5}$ Hz.

PHASE

I. Si la notion de période peut être raisonnablement étendue à des oscillations non sinusoïdales, comme le sont le plus souvent les manifestations biorythmiques, l'emploi du paramètre phase implique une définition particulière qui ne retient que l'un des aspects du phénomène (différence de phase) et exclut toute référence à la formulation mathématique classique*.

Si l'on considère deux systèmes oscillatoires de même période, on nomme différence de phase, ou déphasage, le temps qui sépare l'apparition de deux états pris comme référence dans l'un et l'autre système. Ainsi, le début de l'activité (référence possible pour le premier système) et le début du temps d'obscurité (référence possible pour le second système) présentent-ils une différence de phase en général stable et assez caractéristique des espèces considérées. Chez les Blattes, par exemple, où l'activité commence dès le passage $L \rightarrow D$, cette différence est nulle si l'on adopte les références précédentes. Dans le cas de l'Ephippigère, l'obscurité établie expérimentalement à 19 h 30 conduit à un début d'activité qui se situe vers 0 h, soit une différence de phase d'environ 4 h 30.

La notion de différence de phase peut aussi s'appliquer à la comparaison de deux distributions temporelles du cycle L D. Ainsi, un cycle dans lequel le temps de lumière dure de 6 h 15 à 19 h 30, et l'obscurité de 19 h 30 à 6 h 30, est-il déphasé de 12 h par rapport à un autre cycle dans lequel la lumière sera établie de 18 h 15 à 7 h 30, et l'obscurité de 7 h 30 à 18 h 15. Dans cette étude, le premier est qualifié de normal ($L D_n$), le second d'inversé ($L D_i$).

* L'expression mathématique de la phase ωt , comporte en effet une grandeur (la vitesse angulaire ω) qui ne peut exister que dans le mouvement circulaire uniforme, ou, dans son développement dans le temps, le mouvement sinusoïdal.

II. L'emploi du mot phase dans sa seconde acception d'"aspect d'un phénomène en évolution" (phase lumineuse, obscure, etc.) est critiquable pour les mêmes raisons que celles précédemment exposées à propos du mot période (v. PERIODE, II).

QUANTITE D'ACTIVITE

Sommation dans un intervalle de temps donné des valeurs exprimant la grandeur du phénomène par l'intermédiaire duquel est objectivée l'activité. Dans le cas particulier de cette étude, il s'agit de la totalisation d'"unités d'activité stridulatoire" (signal sonore produit par un mouvement d'élytres) toutes les 30 mn.

La mesure de la quantité d'activité permet une représentation graphique en deux dimensions (amplitude-temps) qui, seule, peut fournir une expression complète du phénomène biorythmique considéré.

RYTHME v. CYCLE

SYNCHRONISATEUR (allemand : Zeitgeber ; anglais : synchronizer)

Tout système extérieur présentant une variation cyclique, capable d'imposer sa période à un rythme biologique avec une certaine relation de phase. Si l'alternance lumière-obscurité apparaît comme le synchronisateur de l'immense majorité des rythmes biologiques, d'autres cycles cosmiques ou géophysiques (cycle lunaire, cycle des marées) peuvent aussi être impliqués dans certains cas. Pareillement a été signalée l'efficacité d'un cycle thermique expérimentalement imposé (KIRCHNER, 1967 ; ROBERTS, 1960, 1962).

DER. 1. Synchronisation : réponse de l'animal dans laquelle le rythme d'activité (i) montre une période égale à celle du synchronisateur, et (ii) conserve avec celui-ci une relation de phase constante. La synchronisation sur le cycle d'éclairement inversé ($L D_{\frac{1}{2}}$) est le principal test employé dans ce travail pour juger de l'effet des traitements expérimentaux sur le rythme d'activité.

SYN. : Entraînement.

2. Signal de synchronisation : phénomène continu ou partie d'un phénomène présentant plusieurs états, capable de faire apparaître ou d'imposer un rythme.

- (i) Il semble que le rôle de synchronisateur soit dévolu, non au phénomène global "alternance L D", mais à une "phase" particulière de son déroulement (le passage L $\rightarrow$ D, par exemple) que nous nommerons "signal de synchronisation".
- (ii) Cette même expression servira aussi à désigner le stimulus unique (donc dépourvu d'information périodique) qui, appliqué à un sujet arythmique, donne (ou redonne) un caractère périodique à la distribution de son activité. Exemple : temps de lumière coupant une obscurité continue, élévation de température en conditions lumineuses et thermiques normalement constantes.

On notera que, dans le cas (i), la période qui s'établit dans le système biologique est celle qu'impose le synchronisateur, alors que, dans le cas (ii), le signal de synchronisation ne fait que "réveiller" le rythme propre (endogène) qui se manifeste alors avec une période généralement différente de 24 h (libre cours).

M E T H O D O L O G I E

1. L ' E P H I P P I G E R E C O M M E A N I M A L D E L A B O R A T O I R E

1.1 CONSTITUTION ET ENTRETIEN DU STOCK

Contrairement à ce qui est le cas le plus fréquent chez les Gryllides et les Acridides, l'élevage des Tettigonioïdes de notre faune n'a jamais pu être réalisé de façon continue au laboratoire. De ce fait, toute recherche conduite sur ce matériel est entièrement tributaire du cycle de vie de l'espèce utilisée sans qu'il soit possible d'allonger sensiblement le temps pendant lequel elle est disponible. Même si la reproduction peut être obtenue en terrarium, le ramassage en nature demeure un recours obligatoire si l'on veut s'assurer d'un stock suffisant d'animaux.

1.1 a Lieux de récolte

Afin de disposer de matériel le plus longtemps possible, nous nous sommes adressé à trois espèces* dont le développement est décalé dans le temps, et qui ont été principalement récoltées à l'état de larves.

- (i) Ephippiger provincialis (YERSIN). Adulte vers le milieu du mois de juin, cette espèce est propre aux départements du Var et des Bouches-du-Rhône. Les individus que nous avons utilisés provenaient essentiellement de la région de Bormes (Var) où la densité est parfois considérable.

* Les animaux utilisés appartenant exclusivement au genre Ephippiger, ils seront désignés dans le texte par leur nom d'espèce seul qu'on ne fera pas précéder de celui du genre : ephippiger pour E. ephippiger, biterrensis pour E. biterrensis, et provincialis pour E. provincialis.

- (ii) Ehippiger biterrensis* FINOT . Cette espèce, qui occupe les départements circum-méditerranéens de la rive droite du Rhône, est adulte au début de juillet. Dans leur majorité, les ramassages ont été faits dans les garrigues situées entre Montpellier et Sète.
- (iii) Ehippiger ehippiger (FIEBIG). C'est la seule espèce du genre dont l'habitat recouvre l'ensemble de la France. La majorité des animaux a été récoltée, soit à l'Ouest du massif de Fontainebleau, soit en Champagne (Mailly-le-Camp). Dans ces deux régions, les adultes se rencontrent à partir du 15 août.

A titre indicatif, nous signalerons qu'au cours des saisons 1965 à 1969, le total des captures s'est élevé à :

597 individus ♂ & ♀	pour <u>ehippiger</u>
767 " "	pour <u>biterrensis</u>
982 " "	pour <u>provincialis</u>

1.1 b Elevage

Afin de disposer du matériel plus commodément, voire plus précocement, afin aussi de pouvoir placer des animaux dans des conditions expérimentales particulières dès leur éclosion, nous nous sommes efforcé d'obtenir au laboratoire le cycle complet de reproduction de ces trois espèces, selon diverses modalités.

(i) Conditions naturelles.

Les femelles des trois espèces gardées en stock au laboratoire dans de grandes cages, ou dans un terrarium extérieur (ehippiger), déposent leurs oeufs, soit dans des terrines contenant du sable, soit dans le sol même. Les pontes renfermées dans les terrines sont soumises à des conditions

* L'orthographe bitterrensis, donnée par MARQUET (1876) et reprise par FINOT (1890), est manifestement erronée ; elle a été correctement rectifiée par CHOPARD (1922) sous la forme biterrensis (= biterrois, originaire de la région de Béziers).

climatiques (hiver à l'extérieur) peu différentes de celles que connaissaient les oeufs pondus dans le terrarium. C'est un total de plusieurs centaines de larves des trois espèces qui a été obtenu de cette façon entre 1964 et 1969.

Aucune différence n'ayant jamais été constatée quant à l'activité stridulatoire, entre ces sujets d'élevage et les individus pris en nature, l'ensemble a été employé indistinctement dans les expériences.

(ii) Incubation in vitro.

Quel que soit son intérêt, l'élevage dans les conditions précédemment décrites ne permet cependant pas d'allonger la durée pendant laquelle les insectes sont disponibles; leur cycle de vie est en effet le même que dans la nature: éclosion de l'oeuf au printemps, après deux, et, plus fréquemment, trois hivers passés en terre, mue imaginale au début de l'été, mort au début de l'automne (Fig. 1).

Afin de rechercher les possibilités d'une rupture précoce de la diapause embryonnaire permettant un échelonnement des éclosions, nous avons soumis plus de 9 000 oeufs, pondus par les femelles des trois espèces étudiées, à des traitements thermiques de durées diverses comportant toujours deux périodes froides ($+ 3^{\circ}\text{C}$), séparées par une période chaude (25°C). Si la diapause a pu être effectivement levée dans certains cas, l'irrégularité des résultats n'a pas permis d'utiliser pratiquement cette méthode pour l'obtention d'un nombre suffisant d'animaux d'expérience (DUMORTIER, 1967).

(iii) Etude photométrique du sable dans lequel sont pondus les oeufs.

La considération de certains résultats expérimentaux (rythme d'activité des insectes éclos en éclaircissement continu) a rendu nécessaire la mesure du pouvoir de transmission du sable dans lequel sont déposées les pontes.

La méthode suivante a été employée :

Un faisceau de lumière parallèle d'intensité I_0 tombe perpendiculairement sur une couche de sable mouillé d'épaisseur x . L'intensité I_t du faisceau transmis est mesurée pour les différentes valeurs de x . La source est constituée par une lampe à filament de tungstène (6 V, 30 W, température de couleur : 2 650°K). L'élément photo-récepteur est une cellule photoélectrique GUERPILLON au Sélénium à couche d'arrêt, de $\varnothing = 67$ mm, fermée sur un galvanomètre "Multiflex Galvanometer" LANGE A.G.

Le sable, à la limite de l'état thixotrope, est contenu entre deux plaques de verre dans des sections de cylindre ($\varnothing$ interne : 80 mm) d'épaisseur $x = 0,5, 1, 2, 4, 5, 10$ mm. La Fig. 36 donne la densité optique et le pouvoir de transmission en fonction de l'épaisseur traversée, correction faite des interfaces créées par les plaques de verre.

1.1 c Maintien au laboratoire

(i) Cages. Lumière. Température.

Les animaux en stock (larves et imagos) sont gardés dans des cages grillagées de 40 x 45 x 50 cm, à raison de 40 individus au maximum par cage. La lumière est dispensée par des fenêtres faisant face aux cages, aucun appoint lumineux, ni en durée, ni en intensité, n'étant fourni. Les animaux se trouvent donc dans des conditions de périodicité nycthémérale naturelle. La température de la pièce d'élevage ne fait l'objet d'aucune régulation.

En ce qui concerne les larves gardées en conditions lumineuses constantes, depuis l'éclosion, leur élevage s'est fait dans une pièce sans fenêtre, thermostatée à $25^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}$, la source de lumière étant constituée de 3 tubes fluorescents de 20 W disposés à une trentaine de centimètres de la cage (v. Tableau I et Fig. 2) pour les caractéristiques physiques).

SOURCE	UTILISATION	ECLAIREMENT A LA DISTANCE D'UTILISATION
5 tubes fluorescents de 8 W	Expériences en L D _n , L D _i et L L	1 400-5 000 lux selon le niveau dans la cage
3 tubes fluorescents de 20 W	Elevage des larves en L L depuis l'éclosion	5 000 lux
ampoule 6,5 V, 0,5 A	Guide de lumière, éclairage partiel Tête/Thorax-Abdomen	40 lux

Tableau I - Valeur de l'éclairage fourni par les diverses sources de lumière utilisées.

(ii) Nourriture.

Les cages ont été pourvues en permanence de salade fraîche* et d'un aliment déshydraté (croquettes BONZO) fournissant un apport nécessaire en protéines animales. Irrégulièrement, quelques fruits ont également été distribués.

Dans ces conditions, la longévité est au moins égale à celle que l'on observe dans la nature ; accouplement et ponte se font normalement.

* L'utilisation, tentée à plusieurs reprises, de salade du commerce s'est accompagnée d'une forte mortalité, surtout chez les jeunes larves qui succombaient vraisemblablement à une intoxication par insecticide. Les plantes destinées à l'alimentation des insectes (chicorée sauvage améliorée) ont donc été cultivées spécialement, sans aucun traitement.

1.2 CONDITIONS EXPERIMENTALES

L'activité stridulatoire de l'Ephippigère, comme celle d'ailleurs de la majorité des Orthoptères, caractérise de façon quasi exclusive le sexe mâle ; les femelles - qui sont aussi pourvues d'un appareil de stridulation - n'en font, spontanément, qu'un usage faible et irrégulier. Dans sa totalité, l'expérimentation n'a donc porté que sur des mâles.

D'autre part, compte tenu de ce que, dans sa manifestation, l'activité sonore de ces insectes est très sensible aux stimulations de nature acoustique (le chant d'un autre individu de l'espèce en particulier), et pour obtenir du sujet étudié une réponse dont ne soit pas, pour une part, responsable un facteur sans rapport avec l'expérience, les individus ont toujours été placés isolément dans les conditions expérimentales choisies. Ces conditions expérimentales appartiennent à deux grands types qui se caractérisent, pour le premier, par la liberté donnée à l'insecte de se déplacer dans l'espace dont il dispose (v. 1.2 a), et, pour le second, au contraire, par l'état de contention imposé au sujet (v. 1.2 b).

1.2 a Insectes libres

Dans un premier type d'expériences, l'insecte, libre de ses mouvements, est placé dans une cage d'enregistrement pourvue d'un dispositif d'éclairage et de régulation thermique.

(i) Cages d'enregistrement.

Ces cages se composent de deux parties (Fig. 3) : un socle épais présentant une ouverture centrale où est encastré un microphone, et une enceinte parallélépipédique (dimensions intérieures 27 x 24 x 17 cm) qui repose sur le socle par un emboîtement en marches d'escalier. Les surfaces de contact socle/cage sont recouvertes de caoutchouc. Les côtés de la cage elle-même sont faits d'une double paroi de contreplaqué enfermant un matelas de laine de verre dense. L'épaisseur de l'ensemble est de 6 cm. Le plafond est constitué de deux vitres tenues dans un

châssis solidaire de la cage. Les matériaux employés et leur agencement permettent l'obtention d'une isolation phonique satisfaisante (Fig. 4).

(ii) Lumière : source, durée du cycle.

Sur le plafond vitré repose une batterie de 5 tubes fluorescents de 8 W (3 tubes SYLVANIA F8T5/CW et 2 tubes F8T5/D), qui diffusent leur lumière à l'intérieur de la cage (v. Tableau I et Fig. 2 pour les caractéristiques physiques). Afin d'éviter que le fonctionnement de ces tubes ne s'accompagne d'une élévation de température dans le volume où évolue l'insecte, un dispositif de refroidissement a été prévu. Il consiste en un réfrigérant de "Plexiglass" interposé entre la vitre supérieure qu'il recouvre entièrement, et les tubes fluorescents, et dans lequel circule de l'eau sous une épaisseur de 1 cm.

La durée des temps de lumière et d'obscurité composant le nyctémère est commandée par un programmeur à cames réglables (combinateur CROUZET, Type 221). Des témoins de fonctionnement (v. 3.2 a) assurent un contrôle permanent de la marche du système.

Deux cycles de 24 h ont ainsi été employés :

CYCLE NORMAL (L D _n)	{	allumage: 6 h 15	soit 13 h 15 mn d'éclairement et 10 h 45 mn d'obscurité par 24 h, ou :
		extinction: 19 h 30	
CYCLE INVERSE (L D _i)	{	allumage: 18 h 15	L D 13 ¹⁵ : 10 ⁴⁵
		extinction: 7 h 30	

Cette durée d'éclairement de 13 h 15 mn n'a pas été prise au hasard. Elle correspond en effet à celle du jour solaire dans la moitié sud de la France (Lat. 45°N), au 1^{er} septembre, c'est-à-dire à une époque où les trois espèces d'Ephippigères sont simultanément en expérience.

Le temps d'éclairement plus long que le temps d'obscurité permet de se rapprocher des conditions nyctémérales

que connaissent ces insectes dans la nature. On notera que l'alternance souvent utilisée L D 12 : 12 soumet, en fait, les espèces qui vivent sous nos latitudes à un régime d'illumination de type équatorial.

Il convient toutefois de préciser que cette composition particulière du nycthémère répond plus à un souci théorique de reconstituer des conditions d'éclairement paranormales, qu'à une exigence biologique manifeste.

(iii) Chauffage.

La structure des cages d'enregistrement aboutit à doubler l'isolation phonique d'une isolation thermique non négligeable. De ce fait, il a toujours été facile, dans le volume occupé par l'insecte, de maintenir par chauffage une température stable de 25°C. Cependant, au cours de journées particulièrement chaudes, cette température a pu s'élever de quelques degrés, l'intérieur des cages n'étant pas pourvu d'un dispositif de refroidissement. Le système de chauffage, indépendant pour chaque cage, est constitué d'un radiateur à large surface de rayonnement contenant de l'eau chauffée par une faible résistance (6 W : 24Ω sous 12 V), et d'un thermomètre à contact commandant, par l'intermédiaire d'un relais situé à distance, la fermeture ou l'ouverture du circuit d'alimentation de la résistance.

(iv) Dispositif spécial pour l'activité locomotrice.

La mesure simultanée des activités stridulatoire et locomotrice a été réalisée dans des enceintes cylindriques de grillage (18 x 12 cm) suspendues à l'intérieur des cages précédemment décrites.

1.2 b Insectes en contention

(i) Principe et réalisation.

La nature de certaines expériences (illumination ponc-

tuelle par guide de lumière, illumination partielle du corps) a nécessité la mise au point d'une méthode permettant d'immobiliser l'insecte, sans toutefois que ce traitement ne perturbe la manifestation normale de son activité (Fig. 63). Un harnais, découpé dans une feuille mince de laiton, est formé de façon à épouser la courbure du pronotum ; une lamelle de laiton, soudée sur le dessus, dépasse en arrière d'environ 2 cm. Le harnais est collé sur le pronotum au moyen d'une colle à base de caoutchouc (BOSTIK 322), et deux languettes, ménagées dans la découpe de son côté postérieur, sont repliées de manière à pouvoir être pincées sur le rebord du pronotum. La contention s'obtient en saisissant l'insecte par la lamelle soudée au harnais au moyen d'une "pince crocodile" convenablement tenue et orientée sur un statif. Dès qu'il est arraché au substrat, l'insecte montre une vive agitation qui cesse aussitôt que l'on place entre ses pattes un objet recréant le contact tarsal. Cet objet doit être léger et de dimensions suffisantes pour que les pattes puissent s'y poser normalement. Une sphère taillée dans du polystyrène, et évidée intérieurement, réunit ces qualités. Le volume de la sphère est évidemment proportionné à la taille de l'insecte. Ainsi, pour ephippiger (poids moyen de l'insecte : 1,6 g), le diamètre est de 4 cm et le poids de 0,2 g environ. Un système de contention analogue a été employé par OBERHOLZER et HUBER (1957) chez le Grillon pour des stimulations électriques du cerveau faites sur animaux aigus (électrodes implantées temporairement). Toutefois, à la différence de ces auteurs, nous avons maintenu cette contention de façon ininterrompue pendant des durées pouvant atteindre deux mois.

(ii) Cages spéciales pour insectes en contention.

Le type d'expériences réalisées sur les sujets en contention, tout comme les conditions de la contention elle-

même, ont nécessité la réalisation de cages sur un plan particulier (Fig. 5). Le socle est le même que celui décrit précédemment (1.2 a), mais il comporte en plus un statif réglable qui permet de positionner correctement l'insecte. La cage est faite d'un parallélépipède de tôle (23 x 17 x 24 cm) dont la face supérieure, amovible, permet des interventions sur l'animal en cours d'expérience. La face avant est percée en son centre d'une ouverture de 7 x 7 cm que peut obturer hermétiquement un volet coulissant. C'est par cette fenêtre que la nourriture est distribuée à l'insecte (v. plus loin : viii). Un dispositif spécial a été mis en place à l'intérieur des cages pour la réalisation des expériences d'illumination partielle tête/thorax-abdomen (v. Partie 3, 2.1 b). Il consiste, dans le principe, en un boîtier métallique cubique de 10 cm de côté, dont une face ouverte s'applique étroitement contre la fenêtre de la cage, tandis que la face opposée est en partie remplacée par une membrane de latex opaque. Une ouverture percée dans cette membrane permet l'introduction de la tête de l'animal en contention. La tête, à l'intérieur du boîtier et le reste du corps à l'extérieur, peuvent donc être soumis à des conditions lumineuses différentes (Fig. 6).

(iii) Insonorisation.

Ces cages de tôle n'offrant aucune isolation acoustique, il a été nécessaire de loger chacune d'elles dans une sorte de cabine faite de panneaux absorbants, de façon à supprimer pratiquement la possibilité de s'entendre pour deux insectes placés dans des cages voisines (v. Fig. 4).

(iv) Lumière.

Dans les deux types d'expériences faites sur insectes en contention (illumination ponctuelle par guide de lumière,

illumination partielle du corps), la source de lumière a toujours consisté en petites ampoules (6,5 V, 100 mA), dites "ampoules de cadran" (v. Tableau I et Fig. 2 pour les caractéristiques physiques), une alimentation stabilisée permettant de maintenir une valeur constante du rayonnement.

Pour l'expérience "illumination partielle tête/thorax-abdomen", l'ampoule "tête" est située dans la boîte cubique, à environ 10 cm de la tête de l'insecte. Afin d'éviter dans ce volume réduit l'effet possible d'une élévation de température, l'ampoule est enfermée dans un manchon de verre où est maintenue une circulation d'eau permanente. L'ampoule "thorax-abdomen" est placée à une dizaine de centimètres en arrière de l'insecte, sans dispositif de refroidissement (Fig. 6).

Dans l'expérience d'"illumination ponctuelle par guide de lumière", la source est disposée sur la face avant de la cage dans un boîtier opaque et hermétique, traversé par un tube mince qui permet de diriger l'extrémité du guide de lumière vers le filament incandescent (Fig. 5). Un autre dispositif, fixé sur l'ampoule elle-même, rend possible une mise en place du guide stable et précise (Fig. 7).

(v) Guides de lumière.

Les guides de lumière sont formés d'un faisceau de fibres conductrices du rayonnement lumineux (fibres optiques) enrobé dans une gaine souple de protection. La lumière se transmet au long de ce faisceau quelles que soient les courbures qu'on lui impose. Chacune des fibres est un conducteur élémentaire fait d'une matière plastique translucide que recouvre un polymère transparent, d'indice de réfraction plus faible. Un faisceau lumineux atteignant la section d'une fibre sous une incidence θ , ressort à l'autre extrémité sous la même incidence, après une

suite de réflexions dans l'âme de la fibre (Fig. 7). Ainsi, il est possible de diriger un rayonnement jusqu'à un point précis, et selon un trajet non rectiligne, sans diffusion parasite.

D'autre part, la surface d'illumination (donc la quantité de lumière diffusée) peut être choisie facilement, puisque, l'extrémité du conducteur se comportant comme une source, selon que l'on emploiera une fibre d'un diamètre plus ou moins grand, voire un faisceau de fibres, on disposera de surfaces rayonnantes très différentes.

Dans notre cas, c'est évidemment la possibilité d'obtenir une source ponctuelle qui a été mise à profit. En pratique, nous avons utilisé des guides de lumière CROFON (Dupont de Nemours) dans lesquels étaient prélevées les fibres, toujours employées isolément dans les expériences. Ces fibres, faites de polyméthyle métacrylate, ont un diamètre de $250\ \mu$ (soit une surface de section de $C,2\text{mm}^2$); elles sont coupées en longueurs de 20 cm, et les deux plans de coupe sont "polis" par une fusion superficielle, traitement qui améliore la transmission. Afin d'éviter tout risque de fuite le long de la fibre, celle-ci est enrobée d'une gaine de latex (REVULTEX M.R.) teintée en noire. C'est la fibre ainsi préparée qui, dans la suite, sera désignée sous le nom de "guide de lumière" (GDL).

Les caractéristiques moyennes de transmission, telles qu'elles sont établies par le fabricant, sont données dans la Fig. 8. Par contre, les valeurs propres des fibres utilisées expérimentalement (intensité du rayonnement émergent) n'ont pu être déterminées. Seul a été fait le contrôle visuel d'une transmission "satisfaisante" par référence à une fibre prise comme étalon.

(vi) Mise en place du guide de la lumière.

Dans le cas de l'illumination ponctuelle du cerveau, l'extrémité rayonnante doit venir s'appliquer entre les

deux antennes. Il est donc nécessaire de prévoir un système de positionnement et d'immobilisation du GDL. A cet effet, on emploie un petit tube d'acier (longueur : 2 mm ; diamètre extérieur : 0,9 mm) à un bout duquel est inséré un très court mandrin de polythène qui dépasse de 0,5 mm environ (Fig. 63). On pratique au niveau où doit se placer le GDL une ouverture telle que la partie saillante du mandrin puisse y être logée. Le tube d'acier se trouve ainsi "planté" dans le crâne par son embout de polythène. Un peu de colle (BOSTIK 322) déposée à la base du tube assure sa fixation. Le GDL est alors glissé dans le tube jusqu'au contact du mandrin dont la transparence autorise une bonne transmission de la lumière. Ce montage est bien supporté par l'animal en contention (si l'on en juge par le niveau de son activité stridulatoire et sa consommation alimentaire), et il est tout à fait exceptionnel d'avoir à remplacer un GDL sorti du tube frontal.

Dans la plupart des cas, on a pu observer une nette luminescence de la tête pendant le fonctionnement du GDL.

L'illumination ponctuelle du ganglion sous-oesophagien nécessite un mode de mise en place du GDL très différent : son extrémité rayonnante est introduite, soit dans une ouverture percée à l'extrémité du bourrelet postoccipital et enfoncée ensuite en direction du ganglion (situé en profondeur au niveau du submentum), soit dans la fosse tentoriale postérieure. Dans les deux cas, on note en général une luminescence du submentum, due à l'illumination des tissus sous-jacents, qui laisse supposer que le rayonnement a également touché le ganglion. Le GDL, ainsi disposé, est solidement pincé dans une agrafe formée d'une languette d'aluminium passée de part et d'autre de la suture occipitale (Fig. 67).

(vii) Chauffage.

Contrairement aux autres (1.2 a), les cages employées

pour les insectes en contention ne sont pas pourvues d'un dispositif de chauffage autonome. Ce sont donc les locaux où sont regroupées ces cages qui sont thermostatés. Il s'agit de deux pièces de 10 m^3 , privées de fenêtres, où une température de $25^\circ\text{C} \pm 1^\circ$ a pu être maintenue en permanence.

(viii) Nourriture.

Les conditions de la contention interdisent évidemment à l'insecte de rechercher lui-même sa nourriture ; celle-ci doit donc lui être distribuée d'une manière telle que :

- l'aliment soit amené au contact des pièces buccales et qu'il y demeure tant que se poursuit la consommation ;
- la distribution de nourriture puisse se faire dans l'obscurité complète, ce qui implique que le dispositif employé puisse être mis en place sans qu'aucun réglage ne soit nécessaire.

Le système employé dans les expériences d'éclairement ponctuel par GDL, dont le détail apparaît dans la Fig. 9, satisfait à ces conditions. L'aliment offert de la sorte aux animaux est une purée faite de salade hachée et de produits déshydratés (v. 1.1 c).

Cette méthode n'a pu être utilisée dans les expériences d'illumination partielle "tête/thorax-abdomen" où l'on a dû se contenter de présenter à la pince des parcelles de nourriture. Lorsque la tête de l'insecte se trouvait à l'obscurité et qu'une distribution de nourriture était néanmoins nécessaire, on a fait usage d'une lumière rouge* atténuée pendant un temps aussi court que possible.

Par l'un ou l'autre procédé, la nourriture a, en général, été donnée en fin de journée, mais non à heure fixe.

* Bien qu'on ne puisse déceler un effet de cette illumination dans le rythme d'activité de l'insecte, on ne peut, en l'absence d'un électrorétinogramme, assurer que la lumière n'est pas perçue.

Il est apparu qu'un jeûne de 24 h ne retentissait pas sur l'activité stridulatoire ou sur la longévité des animaux, aussi est-il fréquent que les animaux n'aient été nourris que six jours par semaine.

2. L' EXPERIMENTATION

2.1 INTERVENTIONS CHIRURGICALES

2.1 a Matériel

(i) Table d'opération avec dispositif d'anesthésie continue. Cette table a été construite pour les interventions chirurgicales sur la tête, ainsi que pour l'implantation des électrodes dans le cerveau (v. 2.3 b). La table, dont la stabilité est assurée grâce à un socle de bronze sur lequel elle est vissée, se compose schématiquement de deux parties : une platine centrale qui permet d'"isoler" la tête du reste du corps, et un dispositif d'immobilisation de la tête (Fig. 10).

La platine centrale est faite de deux moitiés semblables: l'une, mobile sur crémaillère, peut s'écarter ou se rapprocher de l'autre qui est fixe. Les bords par lesquels ces deux moitiés arrivent en contact présentent, chacun en leur milieu, une échancrure en demi-lune, délimitant par conséquent une ouverture circulaire lorsque les deux parties de la platine s'affrontent. Cette ouverture enserre le cou de l'animal que l'on a mis en place en ouvrant la partie mobile*. La tête qui fait ainsi saillie à la surface de la platine, est immobilisée par deux bras, réglables dans deux directions perpendiculaires, dont l'extrémité vient s'appuyer, à gauche et à droite, sur

* Trois paires de demi-platines ont été prévues, avec trois diamètres d'ouvertures différents, correspondant à la taille du cou des espèces étudiées.

les joues de l'animal. Le corps, qui se trouve pendant sous la platine, est contenu dans un tube (vissé à la face inférieure de la table) où circule en permanence le gaz anesthésique.

(ii) Electrocoagulateurs.

Deux appareils de puissance différente ont été utilisés : un générateur de haute fréquence (environ 0,6 MHz) à éclateurs, pour les destructions importantes (yeux), et un oscillateur (1,6 MHz) permettant des interventions très fines (sur la pars intercerebralis, par exemple).

(iii) Instruments de chirurgie.

Outre divers modèles de pinces fines classiquement employés, nous avons essentiellement fait usage des pincisciseaux de PASCHEW-WOLFF et de bistouris constitués d'un éclat de lame de rasoir tenu dans le mandrin d'un porte-aiguille.

2.1 b Mode opératoire

(i) Anesthésie.

Le dispositif décrit plus haut (2.1 a) permet de maintenir l'insecte en état d'anesthésie permanente. Cette anesthésie peut être profonde ou légère, selon le débit du gaz, mais les effets qu'elle provoque ultérieurement dépendent essentiellement de la nature du gaz employé.

C'est ainsi que le gaz carbonique produit un choc très intense : violente contraction du corps, émission fréquente d'un spermatophylax, et, surtout, arrêt de l'activité stridulatoire pendant deux à quatre jours. Pour ces raisons, nous lui avons préféré l'azote qui conduit aussi vite à une anesthésie également efficace sans conséquences gênantes. Aucune intervention n'a été faite sans une anesthésie préalable.

(ii) Interventions sur le système nerveux.

Elles ont essentiellement consisté en sections de chaîne et en ablation de masses ganglionnaires. Dans tous les cas, l'ouverture tégumentaire est recouverte d'un pansement fait de languettes d'un papier à texture lâche (type KLEENEX), permettant à l'hémolymphe de former un coagulum dont la solidité est "renforcée" par les fibres du papier, et, de plus, parfaitement adhérent à la cuticule. Le collodion et les divers mélanges de cires et paraffines souvent utilisés par les auteurs, se sont révélés inutilisables du fait de leur absence d'adhérence. Dans le cas où le tégument incisé est suffisamment dur (tête par exemple), et où l'ouverture se fait en découpant un volet, ce dernier, gardé dans du Ringer, est remis en place à la fin de l'intervention.

La section bilatérale du tractus optique est réalisée avec les pinces-ciseaux dont les lames sont enfoncées par une ouverture triangulaire pratiquée entre la base de l'antenne et l'oeil. Introduite après l'opération, une micro-anse pouvant se déplacer en profondeur sans accrocher le tractus, permet de s'assurer de l'efficacité de la coupe.

L'ablation des lobes optiques nécessite d'abord l'excision de la calotte oculaire, opération qui permet de saisir ensuite le lobe à la pince et de le sectionner à sa base.

Quant aux sections pratiquées aux divers niveaux de la chaîne ganglionnaire, elles ne font appel à aucune technique différant de celles classiquement connues.

(iii) Interventions sur le complexe endocrine céphalique.

- Pars intercerebralis - Le seul type d'intervention a consisté en une destruction faite par électrocoagulation. L'insecte mis en place sur la table d'opération (v. 2.1 a), est maintenu en anesthésie permanente. Un

volet de chitine d'environ 1 x 1 mm, comprenant l'ocelle central, est découpé entre les deux antennes. Le cerveau est alors accessible après élimination du corps gras et des trachées. La destruction de la pars est faite "en monopolaire" avec une électrode de 30μ de diamètre. Dans la plupart des cas, un contrôle histologique a été pratiqué après l'expérience.

— Corpora cardiaca et corpora allata — L'insecte étant maintenu sur le ventre, la membrane cervicale est incisée dorsalement, et la tête fortement penchée en avant. De cette façon, les corpora cardiaca sont aisément visibles ; latéro-postérieurement, et, en général, dissimulés dans les grappes que forment les glandes salivaires, se trouvent les corpora allata. L'ablation se fait à la pince (après section des nerfs cérébro-cardiaques pour les corpora cardiaca). Le caractère total de l'ablation n'a pas été vérifié histologiquement.

(iv) Destruction des yeux et des ocelles.

Dans la majorité des cas, on a procédé à l'opération à l'avant-dernier ou au dernier stade larvaire, toujours par électrocoagulation monopolaire. Si l'on désigne les yeux par Y, l'ocelle médian par O_1 et les ocelles latéraux par O_2 et O_3 , les combinaisons de destructions suivantes ont été réalisées : Y, Y O_1 , Y $O_1O_2O_3$, O_1 , $O_1O_2O_3$. L'intérêt d'une intervention chez la larve réside dans le fait qu'après la mue imaginale, le tégument ne porte plus aucune trace de l'organe externe. Les contrôles histologiques ont montré que la profondeur de la destruction est variable, mais qu'elle peut aller jusqu'à la disparition du lobe optique (Fig.47 et Fig.51). Chez l'adulte, l'opération se fait, soit par électrocoagulation, comme chez la larve, soit par excision de la calotte oculaire (ce qui correspond au premier temps de l'ablation des lobes optiques).

(v) Décapitation.

Afin d'éviter une trop forte hémorragie, et pour prévenir toute souillure par les liquides qui s'écoulent du tube digestif, l'opération est précédée d'une ligature du cou passant aussi près que possible du thorax. La tête est ensuite détachée par une section pratiquée au contact de l'ouverture occipitale.

2.2 AUTRES INTERVENTIONS

2.2 a Couverture partielle

Afin d'illuminer électivement certaines régions, et d'en maintenir d'autres à l'obscurité, on a utilisé sur des insectes libres (= non en contention) deux méthodes permettant une couverture partielle du corps.

(i) Papier d'aluminium.

Façonné de manière à épouser la forme et le relief de la région à protéger, ce matériau, grâce à son opacité absolue, soustrait d'une façon certaine les zones couvertes au rayonnement direct. Il a été utilisé pour confectionner des "capuchons céphaliques" enfermant complètement la tête jusqu'à l'occiput, voire jusqu'au bord antérieur du pronotum.

(ii) Peinture et latex.

Une peinture noire (peinture à maquettes) a été employée soit sur des individus intacts, soit sur des sujets privés d'yeux ou (et) d'ocelles, pour recouvrir des régions plus ou moins larges de la tête (au maximum jusqu'à la suture épistomienne). L'adhérence à la cuticule est assez satisfaisante, mais les résultats sont incomparablement meilleurs avec du latex teinté (latex : REVULTEX M.R. ; colorant : VULCAFOR fast black L.S., Imperial Chemical) qui forme en séchant une pellicule de caoutchouc opaque parfaitement moulée.

2.2 b Parabiose. Transfusions.

(i) Parabiose.

Les deux insectes (provincialis) sont mis en contention (v. 1.2 b) dans une cage spéciale comportant une cloison médiane qui permet l'isolement de chaque sujet dans un compartiment où sont maintenues des conditions d'éclairement différentes. Le pronotum est perforé en son milieu de manière à recevoir un tube d'acier (diamètre extérieur : 2,5 mm) qui débouche dans la poche sous-pronotale, vaste sinus ampli d'hémolymphe logé à la face inférieure du pronotum. Les deux tubes sont reliés, au travers de la cloison médiane de la cage, par un cathéter de silicone souple d'environ 15 cm de longueur.

(ii) Transfusions.

L'hémolymphe, prélevée dans la poche sous-pronotale du donneur est injectée dans l'abdomen du receveur au travers d'une membrane intersegmentaire.

2.2 c Implants

Les seules structures implantées ont été des éléments du système nerveux ou du système endocrine céphalique, prélevés sur le donneur après décapitation. Sans passage dans le Ringer, l'implant est inséré dans l'abdomen du receveur (faiblement anesthésié) au travers d'une incision dans la membrane intersegmentaire (tergites II/III). Dans quelques cas, l'opération a été faite de manière à ne pas soustraire l'implant à l'action de la lumière. Au lieu d'être enfoui en profondeur, l'implant est donc laissé sous le tégument qui, localement débarrassé de sa couche pigmentaire, forme au-dessus de lui une fenêtre translucide. Dans ces conditions, le cycle lumineux auquel est soumis l'implant est évidemment le même que celui imposé à l'insecte receveur. Dans un petit nombre d'expériences, et afin de le rendre indépendant de la photopériode du receveur, l'implant a été logé dans une micro-cuve faite d'une

portion de tube d'acier (1 x 1,5 mm) sur laquelle on fait aboutir un GDL. L'ensemble, logé dans l'abdomen, peut ainsi recevoir un cycle d'éclairement propre.

2.3 ELECTROPHYSIOLOGIE

2.3 a Matériel

(i) Dispositif micrométrique d'implantation des électrodes.

L'ensemble du système, fixé sur le même socle de bronze que la table d'opération (v. 2.1 a et Fig. 10) se compose schématiquement de deux glissières, mobiles perpendiculairement dans un plan horizontal ; elles déplacent un dispositif micrométrique de précision imprimant un mouvement vertical à un bras terminé par un porte-électrode qui surplombe la table d'opération. Le porte-électrode est constitué par une aiguille sur l'extrémité de laquelle est spiralé un fil de cuivre formant une résistance chauffante alimentée par le courant réglable d'une pile de 4,5 V. Une parcelle de paraffine, une fois durcie, fixe l'électrode à la pointe de l'aiguille qui peut ainsi être dégagée sans à-coups après fusion de la paraffine au moyen de la résistance (cf. ROWELL, 1963).

(ii) Electrodes.

L'électrode indifférente est un fil d'acier inoxydable de 100 μ de diamètre ; pour l'électrode active, on a employé un fil de tungstène de 25 μ . Le tungstène, qui présente l'inconvénient d'un décapage chimique indispensable (traitement General Electric Co) avant le vernissage, a néanmoins été choisi en raison de sa relative rigidité pour de faibles sections. Les deux électrodes sont semblablement isolées par trois couches de vernis (VGF 1009, Peintures de l'Ile-de-France) dont chaque dépôt est suivi d'un passage à l'étuve à 180°. L'extrémité à implanter étant coupée après le vernissage, n'est

donc pas protégée et constitue la surface de stimulation ; la qualité de l'isolement est vérifiée pour chaque électrode par un test de dégagement gazeux électrolytique. Une goutte de soudure met en contact l'extrémité libre avec une plaquette de cuivre qui permet la jonction ultérieure avec le stimulateur (v. 2.3 b et Fig. 11).

(iii) Stimulateur.

L'appareil employé est un neurostimulateur RACIA, Type SGL 60, qui délivre un courant rectangulaire dont les divers paramètres sont réglables. Avec contrôle permanent sur oscilloscope, les valeurs suivantes ont été explorées : fréquence : de 10 à 100 périodes ; largeur : de 0,1 à 1 ms ; intensité : de 0,5 à 90 μ A.

2.3 b Mise en place des électrodes chroniques

L'insecte est disposé en anesthésie permanente sur la table d'opération (v. 2.1 a). Un volet de chitine de forme trapézoïdale découpé sur le front, limite, entre les deux antennes, une ouverture allant du fastigium verticis au niveau inférieur de la suture antennaire. Après élimination du corps gras sous-jacent et des trachées, le cerveau est mis à découvert et les deux proéminences que forment les globuli des corps pédonculés permettent un repérage topographique facile.

Le neurilemme étant difficilement transperçable, le point de pénétration choisi est incisé en surface avant que l'électrode ne soit approchée. La descente de l'électrode s'effectue ensuite au moyen de la glissière micrométrique verticale ; un compteur gradué en microns permet de suivre la pénétration et d'en arrêter le cours à la profondeur voulue. Une fois l'électrode en place, on referme l'ouverture au moyen de languettes de papier absorbant (v. 2.1 b) qui, lorsque la coagulation superficielle de

l'hémolymphe est achevée, forment une croûte dure sur laquelle est déposé un vernis cellulosique (Correcteur de stencils) qui enrobe l'électrode et la consolide dans sa position. Le porte-électrode est relevé après que la paraffine a été fondue (v. 2.3 a), et l'insecte peut alors être libéré pour recevoir l'électrode indifférente dont la pointe pénètre dans la poche sous-pronotale. Les deux plaquettes de cuivre où est soudée l'extrémité libre de chaque électrode sont ensuite collées sur le pronotum (colle BOSTIK 322). Une languette qui les prolonge verticalement peut être insérée entre deux spires d'un petit ressort qui termine chacun des conducteurs du câble de sortie du stimulateur (Fig. 11). L'insecte est ainsi mis en expérience avec un minimum de manipulation, les ressorts se plaçant et se retirant facilement. En dehors des périodes de stimulation, qui se déroulent dans un cristallisateur de 20 cm de diamètre, les insectes sont gardés isolément dans des cages.

En moyenne, la survie de ces sujets porteurs d'électrodes chroniques (28 insectes) est de l'ordre d'une semaine; toutefois, des animaux jeunes ont pu être gardés en vie jusqu'à trois semaines.

2.4 HISTOLOGIE

Dans la majorité des cas, l'examen histologique a porté sur des têtes entières. Après ablation des mandibules et des maxilles, les têtes sont fixées, avec passage à la trompe à vide, dans les liquides de Bouin ou de Helly, au minimum pendant 24 h. Les premières pièces ont été traitées, après déshydratation, par le benzoate de méthyle ; par la suite, le butanol a été employé avec succès comme seul liquide intermédiaire.

Divers milieux ont servi aux inclusions : paraffine et produits contenant des polymères plastiques (PARAPLAST, TISSUEMAT) avec lesquels les résultats sont légèrement meilleurs. Pour des objets isolés de petite dimension, on a procédé à l'inclusion préalable

dans la gélose.

Deux colorations ont surtout été pratiquées : la fuschine-paraldéhyde (formule de GABE, 1953), pour l'examen des neurosécrétions de la pars intercerebralis et le trichrome de CAJAL (accessoirement le tannin-fer de SALAZAR) pour les observations d'anatomie. L'épaisseur des coupes a toujours été de 7 μ . L'étude de l'activité de la pars intercerebralis a nécessité un dénombrement des cellules auquel il a été procédé par projection de l'image microscopique sur un écran dépoli de 50 x 60 cm, permettant un grossissement apparent de x 1150. Dans ce dernier cas, compte tenu de l'épaisseur de la coupe et du diamètre de la cellule, il n'a été observé qu'une coupe sur deux.

3. DETECTION ET QUANTIFICATION DE L'ACTIVITE

3.1 DETECTION

Sous quelque forme qu'elle se présente, l'activité de l'animal conduit toujours à une libération d'énergie dont la détection et la mesure permettent une description objective du phénomène qui en est l'origine.

L'activité considérée peut donner directement naissance à une énergie détectable (production de lumière ou de son), ou, au contraire, la manifestation énergétique mesurée n'est qu'une conséquence de l'activité : ainsi, par sa simple présence, et du fait de son poids (énergie potentielle), l'animal déséquilibre un actographe à bascule ; par son déplacement, il produit un travail ($W = F.L$) utilisable pour actionner une cage d'écureuil. Le même déplacement s'accompagne aussi d'autres événements physiques : charge électrique (dans le vol) ou vibrations transmises au milieu, dont la mesure peut donner une traduction fidèle de l'activité.

L'appareil qui reçoit l'énergie sous sa forme spécifique et la

transforme, suivant une règle de proportionnalité, en énergie électrique, se nomme d'une façon générale un transducteur. Dans ce travail où nous avons mis à profit deux formes d'énergie, toutes deux de nature vibratoire : les ondes sonores produites par le jeu des élytres (stridulation) et, accessoirement, les vibrations mécaniques conduites par le substrat (activité locomotrice), deux types de transducteurs ont été employés : un microphone et un capteur de vibration.

3.1 a Microphone et filtre

L'analyse spectrale du signal sonore de l'Ephippigère montre que l'énergie n'y est guère appréciable en deçà de 10 kHz, mais que, par contre, dans les trois espèces, la bande de 10 à 25 kHz est très amplement fournie. Au-delà, le spectre se poursuit avec un niveau important chez ephippiger, mais s'atténue très rapidement dans les deux autres espèces (Fig. 12).

Le problème est donc :

- a - de détecter le signal au moyen d'un microphone dont la courbe de réponse se superpose, au moins en partie, à la plage d'émission du signal ;
- b - d'éviter les bruits parasites (avions, voix, claquements de porte, etc.) qui risquent de déclencher le système de comptage (v. 3.1 c).

On a utilisé un microphone électrodynamique (MELODIUM, Type 55 A) dont la courbe de réponse présente entre 10 et 20 kHz une pointe centrée sur 17 kHz, qui se situe donc dans une région où l'énergie du signal est importante. Un filtre passe-bande, qui permet d'éliminer pratiquement toute sensibilité en deçà de 10 kHz, constitue un des dispositifs de protection contre les bruits parasites (v. 3.1 c et Fig. 13).

3.1 b Capteur de vibration

Pour les mesures d'activité locomotrice, un capteur électromagnétique (SIAC, type VHAT) est plaqué sur la paroi extérieure du cylindre de toile métallique (v. 1.2 a) qui contient l'insecte ; les déplacements de l'animal transmettent au grillage des vibrations que recueille le capteur. L'activité stridulatoire est simultanément détectée avec le microphone présent dans la cage d'enregistrement.

3.1 c Electronique

L'activité stridulatoire ou locomotrice étant finalement traduite sous une forme quantifiée (v. 3.2 a), entre le transducteur (micro ou capteur) à une extrémité, et le compteur numérique à l'autre, s'intercale une chaîne électronique dont le rôle est de délivrer au compteur des impulsions de commande calibrées, à partir de ceux des signaux du transducteur qui correspondent à certaines normes.

(i) Activité stridulatoire.

Ces normes ont été définies à partir des données de l'analyse physique des signaux. La composition spectrale a été précisée plus haut (v. 3.1 a et Fig. 12), la répartition de l'énergie dans le temps complète la description.

La stridulation des Ephippigères est à la fois très simple et très stable dans sa structure à l'intérieur de l'espèce : le signal d'ephippiger et de biterrensis se compose d'une seule unité sonore qui correspond à un mouvement d'élytres : chez provincialis, par contre, le signal est formé par la répétition rapide de 3 à 6 unités sonores (selon la température). Le Tableau II précise la grandeur de ces divers caractères temporels.

	Nombre d'unités sonores (= nombre de mouvements d'élytres) compo- sant un signal	Durée d'une unité sonore ms	Intervalle entre deux unités sonores (<u>provincialis</u>) ms	Intervalle entre deux signaux (ordre de grandeur) s
ephippiger	1	140		1
biterrensis	1	90		1
provincialis	3 à 4	75	10 à 20	3

Tableau II. Structure temporelle du signal sonore dans les trois espèces étudiées (valeurs moyennes pour une température de 25°C).

Le fonctionnement de la chaîne électronique repose donc, quant à son principe, sur la reconnaissance d'une "forme" d'après quelques-uns de ses caractères, définis tant en nature qu'en grandeur. Tout signal qui les présente est quantifié ; corrélativement se trouvent exclus de la mesure les autres signaux (parasites).

Les caractères choisis se rapportent aux paramètres fréquence, amplitude et durée. Ainsi, pour être accepté, le signal doit :

- se situer dans la gamme de fréquence autorisée par la combinaison de la bande passante d'un filtre avec la courbe de réponse d'un microphone (Fig. 13) ;
- présenter une intensité qui dépasse un certain seuil ;
- avoir une durée comprise entre des limites fixées.

La Fig. 14 illustre ce principe de fonctionnement.

(ii) Activité locomotrice.

Si le signal sonore présente une constante dans ses paramètres constitutifs telle que l'on puisse fonder sur elle le principe de fonctionnement du système électronique de comptage, ce principe est nécessairement dif-

férent lorsqu'il s'agit de la quantification du signal auquel donne lieu la détection de l'activité locomotrice. La nature aléatoire et apériodique de ce signal exclut en effet toute reconnaissance de forme, et c'est en définitive les crêtes qui dépassent une valeur liminaire d'intensité qui sont acceptées comme phénomène quantifiable. Afin d'éviter une saturation du compteur (v. 3.2 a), il a été prévu qu'après le passage d'une crête, le système présente une période réfractaire de 100 ms, imposant que la crête suivante ne puisse être admise qu'à la fin de ce délai (Fig. 14).

Les actographes utilisant les capteurs de vibration sont assez peu sensibles aux vibrations aériennes (sons, bruits), ils le sont, par contre, de par leur nature même, pour toutes les vibrations transmises par le substrat (chocs). L'utilisation d'un socle de cage réalisant un amortissement mécanique peut constituer une bonne protection, mais la plus efficace est obtenue en isolant les cages d'enregistrement dans un local réservé.

3.2 TRADUCTION OBJECTIVE

3.2 a Quantification

La traduction de l'activité en valeurs numériques a été rendue possible par l'emploi de compteurs mécaniques d'impulsions, soit d'un type à simple affichage (SODECO, Type TCeF 4E), soit plus élaborés, avec affichage et impression sur papier (SODECO, Type PL 103).

Les compteurs du premier type étant dépourvus de dispositifs de conservation des données enregistrées, celles-ci doivent donc être périodiquement recueillies et stockées en vue de leur exploitation ultérieure. Pour ce faire, les compteurs ont été groupés, en deux rangs de quatre, au centre d'un panneau (qui comporte également une pendule, un dateur, des témoins de fonctionnement de l'éclairage des

cages et des emplacements pour des indications écrites relatives à l'expérience). L'ensemble est disposé à 50 cm de l'objectif d'une caméra utilisant un film de 35 mm et déclenchée automatiquement pour une prise de vue toutes les 30 mn. Après chaque prise de vue, une commande électrique provoque une remise à zéro des compteurs, de sorte que chaque image du film donne la totalisation de l'activité pendant la demi-heure écoulée (Fig. 15).

Les compteurs-imprimeurs permettent d'obtenir le même résultat de façon plus directe puisque chacun d'eux imprime, également deux fois par heure, la somme de l'activité enregistrée.

Les caractéristiques mécaniques et électriques des deux modèles sont, dans l'ensemble, les mêmes; en particulier, l'un et l'autre cessent de répondre au-delà de 10 impulsions par seconde. Si une telle cadence n'est jamais atteinte dans le cas de l'activité stridulatoire, elle risquerait d'être dépassée avec l'activité locomotrice si n'intervenait pas un temps de repos de 100 ms après toute impulsion comptée (v. 3.1 c).

3.2 b Traduction graphique

Deux types d'appareils ont été utilisés pour des usages distincts :

- un enregistreur de séquences (POLYSTYL, C^{ie} des Compteurs);
- un enregistreur potentiométrique (RAPIDGRAPH, Sefram, Type RP 2).

(i) Le premier appareil permet l'enregistrement simultané par tout ou rien de 20 phénomènes différents. L'inscription est faite sur papier métallisé au moyen de styles commandés par des électro-aimants dont l'excitation se traduit par une déflexion, d'amplitude constante, du tracé correspondant. Un moteur électrique avec réserve mécanique de marche entraîne le papier à la vitesse de 36 cm/24 h (Fig. 16).

Les neuf premières pistes sont réservées à un enregistrement parallèle des activités quantifiées par les compteurs photographiés sur la caméra (v. 3.2 a) ; la marche des cycles d'éclairement s'inscrit sur les autres tracés, dans la limite des voies disponibles.

L'intérêt de cet enregistrement est double : d'une part, il permet un contrôle du fonctionnement des chaînes de comptage et du déroulement des cycles d'éclairement (une coupure de secteur est ainsi décelable grâce à la réserve de marche du mécanisme d'entraînement du papier), d'autre part, une même impulsion commandant les compteurs et les électro-aimants, l'activité qui s'inscrit d'une manière quantifiée, s'inscrit simultanément d'une manière graphique qui rend ainsi possible l'examen permanent des résultats. Cet examen rapide est indispensable pour connaître au jour le jour l'évolution de la réponse de l'animal et modifier, si besoin est, les conditions de l'expérience. Il ne remplace évidemment pas l'analyse détaillée des résultats chiffrés, ultérieurement exploitables après développement du film, transcription des données numériques et établissement des histogrammes.

- (ii) Dans quelques cas, on s'est contenté de la seule traduction graphique de l'activité stridulatoire au moyen d'un enregistreur potentiométrique. Cet appareil, qui se compose d'un galvanomètre scripteur donnant un tracé sur un papier métallisé entraîné à la vitesse de 14 cm/24 h, ne nécessite qu'une alimentation classique par préamplificateur et amplificateur de puissance (Fig. 28 et 29).

3.2 c Dispositifs de sécurité et de contrôle

- (i) Alimentation électrique générale.

L'ensemble des appareils (électroniques et sources de lumière) est alimenté sur un circuit particulier au départ duquel se trouve un stabilisateur de tension

délivrant une tension de sortie constante de $127 \text{ V} \pm 0,2 \%$. Un groupe électrogène de 2 kVA à mise en marche automatique permet de palier les interruptions du courant secteur.

(ii) Contrôle de fonctionnement.

Nous avons signalé plus haut les possibilités offertes par l'enregistreur à réserve de marche POLYSTYL. En ce qui concerne les cycles lumineux, un contrôle supplémentaire a été obtenu au moyen d'indicateurs optiques faisant apparaître un trèfle blanc lorsque le circuit dont ils contrôlent la marche est fermé. Ces témoins de fonctionnement, disposés sur le panneau qui porte les compteurs (v. 3.2 a), apparaissent donc sur chaque image du film (Fig. 15). En ce qui concerne les chaînes de quantification, dont le fonctionnement s'inscrit déjà sur l'enregistreur de séquences, il a été prévu pour chacune des voies une sortie haut-parleur permettant l'écoute de l'activité stridulatoire et le contrôle du synchronisme de marche du compteur.

3.3 EXPLOITATION DES RESULTATS

3.3 a Histogrammes

Photographiées ou directement imprimées sur papier, les valeurs numériques fournies par les compteurs sont transcrites dans des séries d'histogrammes donnant, tout au long de chaque expérience, en ordonnée, la quantité d'activité/30 mn en fonction du temps (abscisse).

3.3 b Précision et signification des résultats

(i) Activité stridulatoire.

La structure même de la stridulation de l'Ephippigère, comme le principe de fonctionnement du système de quantification, permettent une numération où les risques d'erreur sont quasi nuls. Pratiquement, les données quan-

tifiées peuvent être considérées comme des valeurs absolues. La quantité d'activité par unité de temps (30 mn) présente, d'ailleurs, d'un jour à l'autre, ou d'un animal à l'autre, des variations telles, dans une situation expérimentale constante, qu'une marge d'approximation serait de toute façon sans importance.

(ii) Activité locomotrice.

Si, dans le cas précédent, les nombres relevés avaient une signification parfaitement précise, à propos de l'activité locomotrice, au contraire, ces mêmes nombres expriment une quantité dont l'unité ne peut être biologiquement définie. Un compteur d'activité stridulatoire indiquant 100 autorise à conclure que 100 signaux sonores ont été produits ; ce nombre 100 affiché par un compteur d'activité locomotrice ne permet rien de plus que sa comparaison avec un autre nombre d'où l'on tirera une conclusion sur la différence de niveau des activités qu'ils représentent. Même si elle donne du phénomène une image incomparablement plus précise que ne peut le faire le simple tracé actographique, la traduction quantifiée de l'activité locomotrice doit être interprétée dans les limites de sa signification.

L'obligation signalée précédemment (v. 3.1 c) de n'autoriser l'admission des impulsions qu'à une cadence ne dépassant pas 10 par seconde, pourrait apparaître comme un facteur de distorsion des résultats par écrêtage des histogrammes où l'ordonnée présenterait artificiellement une limite supérieure. Pratiquement, ce risque est évité par un réglage de la sensibilité tel qu'à une activité intense corresponde une valeur chiffrée inférieure à 10/s.

Parmi les éléments que l'on peut encore suspecter de contribuer à une " quation personnelle" de l'appareillage, figure la position du capteur de vibration sur la cage.

Il est certain que le déplacement de l'animal au niveau de l'endroit où est placé le capteur se traduira numériquement par une valeur plus élevée que si ce même mouvement avait été fait à l'opposé. Toutefois, ces effets se compensent statistiquement dans la mesure où l'on prend soin de ne pas disposer le capteur sur le trajet direct d'un stimulus (lumière par exemple) qui peut, dans le temps où il est présent, amener l'animal à ne se mouvoir que dans certains secteurs de sa cage.

3.3 c Analyse des résultats

- (i) Impératifs particuliers à la mesure des activités rythmiques.

Une grandeur biologique (longueur, poids d'un organe, taux d'une substance, etc.) peut faire l'objet d'une mesure significative pourvu que soient observées certaines règles classiques relatives à l'homogénéité des situations expérimentales, et à l'échantillon d'où sont extraites les données. Ces conditions sont nécessaires et suffisantes pour les mesures qui portent sur des phénomènes ou des objets dont la dimension peut être décrite à un moment quelconque (évaluations biométriques, par exemple), pour celles encore qui concernent les états successifs d'une grandeur évoluant dans le temps-durée (variations pondérales en fonction de l'âge, par exemple). Par contre, lorsque la référence au temps ne se fonde plus sur le seul caractère successif des manifestations du phénomène, mais sur une corrélation entre ses variations de grandeur et un repère chronologique cyclique, en d'autres termes, quand l'événement à mesurer présente un caractère de récurrence ou de périodicité, ces règles méthodologiques ne suffisent plus. Le problème, en effet, se place alors à deux niveaux : (i) exprimer (d'une façon qui satisfasse aux conditions évoquées précédem-

ment) cette variation de grandeur entre deux repères de temps identiques (du jour n à 0 h au jour $n + 1$ à 0 h, par exemple) dont la distance définit une dimension temporelle cohérente (période de 24 h, par exemple) ;
 (ii) réitérer cette expression au cours d'un nombre de périodes suffisant pour que l'existence d'un possible rapport entre le phénomène et le temps synchronisateur puisse être valablement établie.

Ce deuxième "niveau" est trop souvent négligé, et bien des auteurs concluent au caractère périodique d'une activité sur le simple fait qu'elle présente des différences significatives d'amplitude au cours d'une seule période de 24 h.

(ii) Méthodes d'analyse.

La mesure de la période d'une activité rythmique peut souvent se faire avec une précision suffisante par un simple ajustement graphique des points marquant le début de l'activité sur un empilement d'histogrammes. Toutefois, cette méthode, que nous avons utilisée dans certains cas, ne donne de résultats sûrs que si la période est suffisamment régulière. Dans le cas contraire, et a fortiori, lorsqu'on est en présence d'une activité ne présentant pas une périodicité manifeste, elle devient inutilisable, et le recours à des procédés d'analyse infiniment plus complexes, s'impose*.

* Les résultats fournis par l'analyse des activités rythmiques doivent faire l'objet d'un examen critique tout particulier, de manière à éviter que le caractère périodique auquel on est apparemment autorisé à conclure, ne soit en fait "créé" par la méthode d'analyse elle-même. Un exemple de ce risque est donné par COLE (1957) qui est parvenu à démontrer mathématiquement l'existence d'un rythme d'activité chez la Licorne !

Il faut noter ici que les Statistiques n'offrent aucune méthode spécifique pour l'analyse des phénomènes rythmiques. Si ce vide a été en partie comblé par la mise au point de la "méthode du Cosinor" (cf. HALBERG et al., 1965), encore faut-il souligner que cette technique, très élaborée, est davantage destinée à une évaluation de la phase que de la période.

En fait, l'outil méthodologique théorique permettant l'analyse spectrale d'une fonction aléatoire existe depuis plus de 150 ans : la transformation harmonique de FOURIER. Dans la pratique, cependant, ce type d'analyse n'est guère utilisable directement, et on doit avoir recours à une étape intermédiaire rendue aujourd'hui accessible par les méthodes de calcul automatique : la fonction d'autocorrélation.

Si l'on imagine une courbe exprimant une fonction $x(t)$ dont on superpose deux tracés identiques en les décalant successivement d'une valeur Δt , $2\Delta t$, $3\Delta t$, etc., la moyenne des produits obtenus en multipliant, dans chacune des positions relatives occupées par les deux courbes, les points appariés sur les diverses ordonnées, donne une nouvelle fonction $\phi(\Delta t)$. Cette fonction est dite "fonction d'autocorrélation".

Si la fonction $x(t)$ (dans le cas présent, la succession des valeurs prises par l'activité dans la durée considérée) présente un caractère périodique, la fonction d'autocorrélation est elle-même périodique et passe par un maximum pour une valeur $k\Delta t$, qui correspond à la période de fonction $x(t)$ analysée.

Ce mode d'analyse permet donc une détermination objective de la période qui tient compte, à la fois de la distribution temporelle, de l'amplitude et de la durée des temps d'activité. Nous l'avons essentiellement appliqué à des exemples où une périodicité différente de 24 h paraissait se manifester. Les résultats ont été obtenus

à partir d'un programme traité sur ordinateur IBM 360-50, l'exploration sur 96 valeurs de Δt ($\Delta t = 30$ mn) permettant la reconnaissance de toute période comprise entre 0 et 48 h (v. Fig. 40).

En fait, la fonction d'autocorrélation est surtout employée pour "révéler", dans un phénomène apparemment aléatoire, les composantes périodiques qui peuvent y être dissimulées. Dans ce cas cependant, il est utile de procéder, à partir des données de l'autocorrélation, à une seconde étape de calcul, la transformation de FOURIER, qui conduit finalement à l'établissement d'un spectre des différentes fréquences présentes dans le phénomène. Ce deuxième temps de l'analyse mathématique n'a pas été abordé pour ce travail.

DEUXIEME PARTIE

ETUDE DESCRIPTIVE

1. ALTERNANCE LUMIERE / OBSCURITE (LD)

1.1. ECLAIREMENT NATUREL

De très nombreuses observations que nous avons pu faire en nature à l'occasion des ramassages, il ressort que l'activité stridulatoire des trois espèces, ephippiger, biterrensis et provincialis se développe dans les heures chaudes de la matinée, pour décroître à partir de midi et s'interrompre avant 14 h. Si cette distribution est extrêmement uniforme dans les deux premières espèces, chez ephippiger, par contre, il semble bien que l'activité puisse reprendre en fin de journée dans certaines localités.

Ce genre d'observation en nature peut sans doute conduire à une connaissance des conditions de milieu ou de densité de population en rapport avec l'activité stridulatoire, mais il est évident qu'il ne permet aucune description sérieuse de l'activité rythmique. Il y a à cela deux raisons :

- Si un dispositif d'enregistrement automatique et continu ne peut être mis en place, les relevés faits par l'observateur sont difficilement quantifiables et ne peuvent de toute façon couvrir la totalité du temps d'activité de l'animal.

- A supposer que les différentes variables de l'environnement (température, humidité, éclairage, etc.) puissent être simultanément et continuellement mesurées, il ne sera pas pour autant possible d'en maîtriser la variation, et ainsi, les conditions de l'observation n'offriront pas ce caractère de stabilité à défaut duquel toute interprétation de résultat devient problématique.

Une situation intermédiaire consiste à ne conserver qu'une variable naturelle, le cycle nyctéméral, par exemple, et à régler les autres à une valeur stable (ou, en tout cas, moins fluctuante qu'elle ne le serait dans la nature). On réalise une telle situation en plaçant les animaux au laboratoire devant une fenêtre. La Fig. 17 montre le rythme d'activité stridulatoire de trois

espèces de *Tettigonioides* enregistrées dans ces conditions. Différentes observations actographiques récentes ont été faites de la sorte, sur *Carausius morosus* (EIDMANN, 1956), *Callicorixa producta* (JANSSON, 1968), *Periplaneta americana* (HARKER, 1956), divers Carabides (KLUG, 1958 ; THIELE & WEBER, 1968), etc., mais il est rare que les auteurs s'en soient tenus aux simples données descriptives acquises de cette manière.

Au total, l'intérêt principal de cette méthode est de permettre une comparaison entre l'activité qui se manifeste en présence du cycle nycthémeral naturel et celle que l'on observe avec une alternance obscurité/lumière artificielle. On peut, de la sorte, déterminer dans la réponse de l'animal la modification éventuelle dont est responsable la nature propre du facteur "lumière" (répartition spectrale d'énergie, intensité, transition $L \rightleftharpoons D$, etc.), et évaluer ainsi la possibilité qu'il y a d'entreprendre dans ces conditions une expérimentation plus élaborée.

En ce qui concerne *Ephippiger*, il est clair que l'activité, tant pour ce qui est de son amplitude que de sa périodicité, présente les mêmes caractères chez des sujets enregistrés à la lumière du jour ou sous une source artificielle cyclique (v. 1.2).

Cette constatation autorise donc (i) à exclure la nature de la source d'éclairement comme facteur intervenant dans la réponse de l'animal, et, par conséquent, (ii) à faire usage de sources artificielles dans toutes les situations expérimentales qui requièrent l'illumination de l'animal. On notera d'ailleurs que la tolérance du système photorécepteur est suffisamment grande pour qu'aucune différence dans la quantité ou la distribution temporelle de l'activité ne soit sensible avec des sources à incandescence ou à fluorescence dont les compositions spectrales (Fig. 2) et les intensités (v. Tableau I) sont fort dissemblables*.

* Dans la plupart des cas, l'action propre de la source artificielle sur le rythme d'activité est tout à fait négligeable chez les Insectes. Toutefois, il ne serait pas justifié de prendre pour une règle ce qui n'est que le cas

1.2 ECLAIREMENT ARTIFICIEL

1.2 a Cycle normal (L D_n)

(i) Conditions expérimentales.
V. Partie I, 1.2

(ii) Profil de l'activité dans les trois espèces étudiées.

L'enregistrement expérimental de l'activité stridulatoire confirme et précise les données de l'observation en nature (supra 1.1), et l'examen des tracés actographiques fait clairement apparaître que cette activité qui, globalement, s'étend de 0 h à 14 h, suit une rigoureuse périodicité de 24 h.

Cette description schématique est valable pour les trois espèces, mais si, dans chacune d'elles, on considère la forme précise des tracés, des différences spécifiques sensibles deviennent manifestes. Alors que biterrensis apparaît comme essentiellement diurne, puisque 91 % de son activité se situe pendant le temps de lumière, ephippiger, par contre, présente un tracé qui témoigne d'une activité nocturne non négligeable (30 %) ; provincialis offre un profil intermédiaire où l'activité nocturne n'entre que pour 22 % dans le total journalier. Ces données sont illustrées, d'une part, dans la Fig. 18 qui représente l'actogramme caractéristique moyen des trois espèces, et dans les Fig. 19 et 20, d'autre part, où sont donnés trois exemples de tracés individuels.

(iii) Facteurs biologiques intervenant dans la manifestation de l'activité.

Deux types d'événements inscrits naturellement dans la vie de l'insecte ont une répercussion sur l'émission sonore

(Suite de la note de la p. 47)

le plus fréquent. Ainsi, COUTURIER et ANTOINE (1962) ont montré que chez Melolontha melolontha l'envol crépusculaire ne se produit que si l'on modifie la composition spectrale du rayonnement de manière à reconstituer celle qui caractérise la lumière solaire à la chute du jour.

périodique, ce sont la mue imaginale et la copulation.

- La mue imaginale est évidemment le premier événement en rapport avec l'activité stridulatoire, puisque, à la différence de la locomotion, cette forme d'activité n'existe que chez l'adulte : c'est en effet à ce stade seulement que l'appareil élytral devient fonctionnel.

Il s'écoule en général une durée de 10 à 15 jours entre la mue imaginale et le moment où l'activité prend sa forme définitive. Les Fig. 21 et 22 illustrent avec deux exemples la façon dont s'installe précocement la périodicité, alors que la quantité journalière d'activité est encore faible. Ce dernier paramètre n'acquiert en effet un régime constant que d'une manière très progressive*.

- La copulation représente le deuxième type d'événement biologique normal qui retentit sur l'activité stridulatoire. Après l'accouplement, l'émission sonore est totalement suspendue pendant un ou deux jours, et elle ne retrouve son niveau antérieur qu'au bout d'une semaine environ (Fig. 23). Toutefois, un accouplement est à nouveau possible avant l'achèvement de cette période de "récupération". L'abolition de la signalisation sonore correspond, entre autres choses, au temps nécessaire pour

* Sur le plan physiologique, ce délai correspond sans doute à celui que nécessite la maturation sexuelle, car les premiers accouplements sont contemporains de la stabilisation de la quantité d'activité. Il est également possible que cette latence soit en rapport avec les processus de formation en quantité suffisante des divers transporteurs et enzymes qui interviennent dans la chimie de la respiration et de la contraction musculaire. On a montré en effet chez plusieurs espèces, que les muscles alaires et - chez le Grillon - les muscles commandant le jeu des élytres, n'acquerraient que progressivement leur teneur en cytochrome c, pigment dont le rôle est capital dans l'oxydation tissulaire (KRAMMER, 1958).

que les glandes annexes aient reconstitué l'importante quantité de matière protéique évacuée lors de la formation du spermatophylax. La stridulation, dont on sait qu'elle est un signal déclenchant et entretenant la taxie de la femelle vers le mâle émetteur, apparaît donc aussi comme un témoin de l'état sexuel de l'individu. On doit ajouter que le mécanisme par lequel s'opère l'arrêt, puis la reprise de l'activité, n'est pas élucidé chez les Tettigonioïdes.

Ce qu'il importe surtout de retenir de l'incidence de ces événements physiologiques sur l'activité rythmique, c'est que, dans le cas de la mue imaginale, comme dans celui de l'état postcopulatoire, le caractère périodique de l'activité apparaît (ou réapparaît) dès que la quantité d'activité lui fournit un support suffisant pour devenir décelable. Ainsi peut-on dissocier ces deux composantes dans la manifestation de l'activité stridulatoire : la répartition temporelle et la quantité, ce dernier paramètre étant seul dépendant de l'état physiologique (v. infra, vi).

(iv) Variabilité.

Une telle dissociation ne s'exprime pas seulement dans des états physiologiques particuliers, mais tout au long de la vie de l'animal, lorsque sont réunies les conditions qui rendent possibles la manifestation de l'activité rythmique. Statistiquement, la période montre en effet une grande constance à laquelle s'oppose, pour les divers autres paramètres qui définissent l'activité (heure de début et de fin, durée, quantité), une dispersion plus ou moins considérable autour des valeurs moyennes (Fig. 24).

(v) Activité stridulatoire et activité locomotrice.

A titre simplement indicatif, quelques enregistrements

simultanés de ces deux formes de l'activité ont été réalisés (Technique; v. Partie I, 3.1 c). D'une façon générale, on constate que les temps où l'animal est actif sont moins nettement délimités dans l'activité locomotrice que dans l'activité stridulatoire. Toutefois, il est manifeste que, dans les différentes situations explorées ($L D_n$, $L D_i$ et $D D$), les deux tracés sont toujours synchrones, ce qui indique qu'un même système oscillant commande la périodicité de ces deux activités (Fig. 26 et 32).

(vi) Influence des conditions alimentaires sur l'activité stridulatoire et sur l'activité locomotrice.

Pour une part importante, l'activité locomotrice est liée à la recherche de la nourriture, alors que l'activité stridulatoire est, de toute évidence, sans rapport avec cette motivation. La nourriture influe donc de deux façons sur l'activité locomotrice : d'une part, la quête alimentaire est immédiatement génératrice de déplacement, d'autre part, la quantité et la qualité de l'aliment règlent la valeur de l'apport énergétique qui, à plus ou moins long terme, retentit sur l'ampleur de l'activité. Dans le cas de la stridulation, seul cet aspect énergétique intervient, et encore la dépense est-elle probablement assez minime.

On peut donc s'attendre à ce que la privation de nourriture entraîne, au moins dans les premiers jours, une intensification de l'activité locomotrice (l'animal se livrant à une exploration active pour trouver l'aliment qui lui fait défaut). Par contre, il est à prévoir que l'activité stridulatoire ne présentera pas de variations corrélatives de cette situation. L'observation montre qu'il en est bien ainsi, et le Tableau III donne un exemple de cette différence entre les réponses stridu-

latoire et locomotrice à un même changement des conditions trophiques.

Diverses observations paraissent d'ailleurs confirmer cette interprétation. C'est ainsi qu'ODHIAMBO (1966) note une sensible augmentation de la quantité d'activité locomotrice chez Schistocerca gregaria soumis à un jeûne de quelques jours. Dans ces mêmes conditions, le temps d'activité de Leucophaea maderae s'allonge notablement (ROBERTS, 1959, in HOFFMANN, 1965). Pareillement, le premier pic de l'activité (bimodale) de Geotrupes stercorarius présente une amplitude d'autant plus importante que l'insecte est plus affamé (WARNECKE, 1966). Cet effet dynamogénique n'est cependant pas observé par EIDMANN (1956) chez Carausius morosus.

ACTIVITE STRIDULATOIRE Total/24 h	JOUR	ACTIVITE LOCOMOTRICE Total/24 h
20 506	1	7 501
25 898	2	10 170
25 660	3	11 930
18 618	4	5 494
21 424	5	4 718
22 484	6	7 802
suppression de la nourriture		
21 423	7	10 807
19 201	8	24 734
20 963	9	18 359
18 778	10	17 292
20 155	11	20 671
25 159	12	18 147
26 083	13	12 907
reprise de la nourriture		
14 967	14	11 623
15 546	15	6 733
19 069	16	8 597

m = 22 431

NS à P = .05

m = 21 684

m = 7 952

S à P = .05

m = 17 559

Tableau III - Effet de la privation de nourriture sur la quantité par 24 h d'activité stridulatoire et locomotrice (E. provincialis, L Dⁿ). L'insecte est normalement nourri jusqu'au jour 6 ; du jour 7ⁿ au jour 13, la nourriture est supprimée et l'animal n'a à sa disposition que de l'eau.

Enfin, il convient de signaler une intéressante expérimentation d'ELLIS et HOYLE (1954) qui constatent que des nymphes de Locusta migratoria migratorioides se déplacent beaucoup plus activement quand elles sont privées de nourriture, mais que la simple distribution d'une solution de KCl suffit à rétablir l'activité à sa valeur normale. Il apparaît donc que, si un déficit énergétique peut sans doute avoir une action à moyen terme, un déséquilibre ionique est, par contre, à l'origine de la phase d'hyperactivité initiale.

Il est important de retenir que, tant chez Ephippiger que chez les espèces qui viennent d'être citées, cette hyperactivité ne retentit jamais sur le rythme lui-même. Ainsi se confirme et se justifie sur une base physiologique la notion de dissociation des paramètres période et quantité d'activité, précédemment développée aux points (iii) et (iv).

De même, il devient clair que les processus qui sous-tendent le fonctionnement de l'oscillateur biologique ne sauraient être de nature métabolique, puisque des perturbations trophiques profondes n'ont aucune répercussion sur la distribution temporelle de l'activité*. Il est d'ailleurs bien établi que la valeur de la période ne peut être modifiée, ni par la température, ni par les agents pharmacodynamiques qui agissent sur le métabolisme.

(vii) L'activité en L D : les données actuelles.

Les espèces appartenant à des ordres divers, sur lesquelles ont porté les observations des auteurs, révèlent

* On notera cependant une exception - unique semble-t-il - à cette "règle". Chez le Mollusque Aplysia californica, en effet, l'activité électrique spontanée de l'oeil isolé montre, en D D, une période d'environ 24 h si la préparation est simplement gardée en eau de mer, alors qu'en milieu nutritif, la période est de l'ordre de 27 h (JACKLET, 1969).

des profils d'activité locomotrice très variés, mais qui ont en commun :

- de posséder les mêmes paramètres caractéristiques que ceux qui viennent d'être notés à propos de l'activité stridulatoire d'*Ephippiger* ;
- d'être spécifiques.

De ces paramètres caractéristiques, le plus immédiatement apparent est la régularité de la "position" qu'occupe dans la période L D le temps d'activité*. Ainsi, deux groupes d'animaux se trouvent-ils caractérisés en fonction du temps (lumière ou obscurité) pendant lequel ils sont actifs. Il semble que le cas le moins fréquemment rencontré est celui (clairement illustré par *ephippiger*) où l'activité se développe à la fois en L et en D.

En vérité, cette distinction ne fait pas que satisfaire un souci de classification, car le caractère diurne ou nocturne de l'activité paraît traduire un fonctionnement différent de l'oscillateur, qui se révèle en conditions constantes, L L ou D D (v. infra, Règle d'ASCHOFF, 2.3 c).

Parmi les insectes dont l'étude actographique en L D 12 : 12 a révélé le caractère strictement nocturne de l'activité, on peut citer *Anopheles gambiae* (JONES & al., 1967), *Acheta domesticus* (NOWOSIELSKI & PATTON, 1963 ; AZARIAN & TYSCHENKO, 1969 ; CYMBOROWSKI, 1969), *Carausius morosus* (EIDMANN, 1956), *Geotrupes stercorarius* (WARNECKE, 1966) et les divers Dictyoptères sur qui a souvent porté l'observation : *Periplaneta americana* (CLOUDSLEY-THOMPSON, 1953 ; HARKER, 1956, 1960), *Leucophaea maderae* (ROBERTS, 1962), *Blaberus giganteus* et *B. craniifer* (CLOUDSLEY-THOMPSON, 1960 ; WOBUS, 1966) ; *Blatta orientalis* (GUNN, 1940), etc.

* C'est-à-dire la relation de phase entre les deux oscillations que constituent l'alternance "activité/repos", d'une part, et le cycle L D, d'autre part (v. Lexique).

Les espèces diurnes semblent avoir constitué un matériel moins communément employé : Poecilocerus hieroglyphicus (ABUSHIMA, 1968), Schistocerca gregaria (ODHIAMBO, 1966), Geotrupes vernalis et silvaticus (WARNECKE, 1966), Aedes aegypti (TAYLOR & JONES, 1969), etc.

* * *

Les résultats qui précèdent montrent donc que, dans le cas d'un éclaircissement artificiel distribué selon un cycle normal, de période égale à 24 h, l'activité stridulatoire d'Ephippiger se distribue suivant un schéma spécifique très stable. On doit donc s'interroger sur le retentissement qu'une modification temporelle des conditions d'éclaircissement* peut avoir sur la manifestation rythmique de l'activité.

Deux types d'altération temporelle des conditions normales sont réalisables :

A. A période constante (24 h) :

1. modification de la durée de L et de D ($L + D = 24 \text{ h}$).
2. maintien de la durée normale de L et de D, mais avec déphasage, le déphasage maximal (soit 180° ou 12 h) conduisant à la situation dénommée cycle inversé ($L D_i$) (v. Lexique).

B. A période différente de 24 h.

Ces altérations temporelles ont été intensivement étudiées par quelques auteurs. Si les réponses aux situations expérimentales ainsi créées ont rendu possibles l'élaboration de modèles analogiques, la description causale des phénomènes, voire la formulation de règles empiriques, il n'en demeure pas moins que cette direction de recherche risque d'être stérile si l'objectif visé est - comme c'est ici le cas - la connaissance du fonctionnement physiologique du système. Une

* Les autres types de modification, qui peuvent porter sur l'intensité ou sur le spectre, n'ont pas été abordés ici.

large investigation sur ce thème ne se justifiant donc pas, il nous a paru suffisant de nous limiter à un nombre restreint de situations, et ce, à seule fin de compléter l'étude descriptive qui fait l'objet de ce chapitre.

Ainsi, le déphasage maximal (cycle inversé) et les cycles différents de 24 h, font-ils seuls l'objet d'un développement (ci-après : 1.2 b et 1.2 c).

1.2 b Cycle inversé (L D_i)

(i) Réponse chez Ephippiger.

Le déphasage de 180° imposé au cycle L D (L de 18 h 15 à 7 h 30) est suivi dès le lendemain d'un déphasage semblable du rythme d'activité, tant stridulatoire que locomotrice (Fig. 25 et 26). L'activité ainsi resynchronisée maintient donc sa relation de phase avec le cycle L D (Fig. 27).

Le retour au cycle normal (L D_n) entraîne semblablement pour l'activité la reprise de la phase correspondante.

Enfin, l'inversion de cycle est sans effet sur les caractéristiques et la spécificité du profil de l'activité.

La netteté, la rapidité et la constance avec lesquelles se fait la réponse de l'animal nous ont amené à choisir l'inversion du cycle lumineux comme test pour la réponse aux interventions expérimentales.

(ii) Réponse chez d'autres espèces.

Le déphasage des conditions lumineuses, et, plus précisément leur inversion, a fait l'objet de nombreuses observations. Si l'ajustement de la phase du rythme d'activité locomotrice à celle du cycle d'éclairement inversé est une règle générale, la rapidité du déphasage semble variable selon les espèces. Ainsi, chez différents Geotrupes (WARNECKE, 1966), chez Aedes aegypti (TAYLOR & JONES, 1969), cette synchronisation est effective dans les 24 h. Ce délai, qui est porté à 1 ou 2 jours dans le

le cas de Drosophila melanogaster (MEDIONI, 1968), peut atteindre 3 jours pour Anopheles gambiae (JONES & al., 1967), Acheta domesticus (NOWOSIELSKI & PATTON, 1963) et divers Carabides (KIRCHNER, 1964). On doit toutefois souligner que ces données ne sont interprétables que dans la mesure où les conditions d'éclairement sont les mêmes en $L D_n$ qu'en $L D_i$. En effet, il a été nettement établi chez Geotrupes (WARNECKE, 1966) et chez Blaberus craniifer (WOBUS, 1968) que le délai nécessaire à la resynchronisation était d'autant plus long que l'éclairement était plus faible.

1.2 c Cycles de périodicité inférieure à 24 h

(i) Réponse chez Ephippiger

- $L D 6 : 6$. Ce cycle d'éclairement dont la période est de 12 h, conduit à distribuer deux temps de L et deux temps de D par 24 h. Les observations faites sur biterrensis montrent que l'insecte s'adapte immédiatement aux nouvelles conditions, mais de manière différente selon les individus. Compte tenu de ce que cette espèce est à forte prédominance diurne, elle dispose théoriquement de trois possibilités de réponse : activité contenue, soit dans le premier temps de lumière (L_1), soit dans le second (L_2), soit encore fragmentée en deux parties, l'une dans L_1 , l'autre dans L_2 . On constate que ces trois modalités d'expression se rencontrent effectivement, un même individu passant parfois de l'une à l'autre au cours du temps (Fig. 28 et 29).

On notera cependant que, dans le cas du groupement de l'activité dans un seul des deux temps de L, sa période demeure égale à 24 h (Fig. 28).

- $L D 8 : 8$. La réponse est la même, tant chez ephippiger que chez biterrensis : l'activité occupe la plus grande partie du temps de L, et la synchronisation sur

cette période de 16 h est extrêmement rapide et stable (Fig. 28 et 29).

Au total, ces deux exemples de cycles L D de courte période montrent que l'oscillateur d'Ephippiger peut être synchronisé sur des périodes égales à la moitié ($T = 12$ h) ou aux deux tiers ($T = 16$ h) de celle à laquelle il fonctionne habituellement. On notera que, dans ces situations artificielles, l'activité n'apparaît que pendant le temps de L, même chez une espèce comme ephippiger qui, dans un cycle L D de 24 h développe près du tiers de son activité pendant le temps de D.

(ii) Réponse chez d'autres espèces

Les données actuelles sont notoirement insuffisantes pour qu'il soit possible de dégager une conclusion. On peut cependant retenir que si Periplaneta americana ne synchronise pas sur un cycle L D 9 : 9 (CLOUDSLEY-THOMPSON, 1953), un cycle de L D 2 : 2 et de L D 4 : 4 paraît permettre l'entraînement de la période d'activité chez Leucophaea maderae (ROBERTS, 1962) ; de même, avec un cycle de L D 8 : 8, KIRCHNER (1964) observe une nette synchronisation chez quatre espèces de Carabides. Nous ferons une place à part à deux observations concernant l'activité stridulatoire d'où il ressort que, si Tettigonia viridissima est capable d'un ajustement sur L D 6 : 6 (NIELSEN, 1938), ce même cycle imposé à l'Hydrocorise Callicorixa producta n'entraîne qu'une activité arythmique (JANSSON, 1968).

1.3 RESUME ET CONCLUSIONS

Pour des raisons méthodologiques, il apparaît que l'observation de l'activité stridulatoire en nature n'autorise qu'une description grossière du phénomène. La comparaison entre la réponse des animaux placés en conditions nycthémérales et en cycle L D artificiel montre que la nature artificielle de la

source (incandescence ou fluorescence) n'entraîne aucune modification décelable dans la manifestation de l'activité. Le recours exclusif à l'éclairage artificiel dans la suite de l'expérimentation est donc pleinement justifié.

En L D_n, la répartition temporelle de l'activité se fait avec une nette périodicité de 24 h. L'activité, qui présente un profil un peu différent dans les trois espèces, se définit cependant de façon très homogène à partir de quelques paramètres (heure de début et de fin d'activité, durée, quantité, période) dont le degré de variabilité est caractéristique.

Soumis à un cycle L D inversé (= décalé de 12 h), l'animal synchronise dans les 24 h.

De même, deux exemples de cycles d'une période inférieure à 24 h (L D 6 : 6 et L D 8 : 8) montrent que, dans ces conditions extrêmes, l'insecte peut encore opérer un ajustement presque immédiat de la période de son rythme d'activité. L'enregistrement simultané de l'activité stridulatoire et de l'activité locomotrice fait apparaître le synchronisme de leur distribution temporelle dans les différentes conditions lumineuses. Par contre, l'augmentation de la quantité d'activité locomotrice sous l'effet du jeûne s'oppose nettement à la stabilité que montre la quantité d'activité stridulatoire dans ces mêmes circonstances. Cette observation, qui laisse supposer une différence entre les processus qui forment la base physiologique de ces deux activités, autorise aussi quelques considérations sur la biorythmicité en général.

2. CONDITIONS CONSTANTES

Les conditions dites constantes (v. Lexique) sont celles qui se trouvent réalisées lorsque l'animal est soumis à un régime d'obscurité ou d'éclairement stable et permanent. En dehors des conditions lumineuses, cette constance des conditions ne concerne que les paramètres dont la régulation est réalisable dans le montage expérimental (température dans la présente expérimentation). Si certains facteurs plus ou moins aisément maîtrisables, tels l'humidité ou la pression, ont ainsi pu varier de façon incontrôlée pendant tout le temps de l'expérience, on doit noter que, d'une part, leur fluctuation ne présente pas normalement de périodicité journalière qui pourrait servir de repère temporel, et que, d'autre part, aucun fait ne laisse actuellement supposer qu'ils aient un rôle dans la manifestation rythmique de l'activité.

Ce type de situation expérimentale conduit à des résultats qui fournissent une indication sur le mode de fonctionnement de l'oscillateur lorsqu'il est soustrait à l'action de la synchronisation externe que constitue le cycle L D. Ce n'est qu'après avoir analysé la réponse de l'animal placé dans ces conditions qu'il est possible de savoir si son rythme est, ou non, de nature circadienne (v. Lexique).

2.1 OBSCURITE PERMANENTE (D D)

Les résultats analysés ici proviennent principalement du dépouillement des actogrammes de 20 insectes appartenant aux trois espèces, représentant un total de 525 jours d'enregistrement, soit une moyenne de 26 jours par individu.

2.1 a Adultes en obscurité permanente

L'activité de sujets précédemment gardés en L D_n ou en conditions nycthémerales naturelles, conserve dans la majorité des cas un caractère rythmique en obscurité permanente. Toutefois, les réponses individuelles sont très variables en

ce qui concerne, d'une part, la régularité de la distribution temporelle, et, d'autre part, la valeur de la période (lorsqu'elle peut être valablement déterminée). De même, chez certains sujets l'activité peut ne persister qu'un temps sous sa forme rythmique pour devenir ensuite tout à fait irrégulière, alors que d'autres gardent, pendant plusieurs semaines, une périodicité stable (Fig. 30 et 31). En opposition avec l'instabilité des paramètres précédents, un caractère apparaît de façon constante dans tous les tracés : l'absence de la brusque élévation de la quantité d'activité qui marque,

E S P E C E	D D durée	CONDITIONS ANTERIEURES	P E R I O D E		AUTOCOR- RELATION N°
			valeur	stabilité	
biterrensis	36 j	naturelles	22.30	+ + +	2
"	46 j	"	24.15	+ + +	3
"	42 j	L D	24.30	-	
ephippiger	17 j	naturelles	25.00	+	
"	21 j	"	# 25.00	- - -	4
"	17 j	"	apériodique		
provincialis	28 j	"	21.30	- - -	
"	32 j	"	22.30	- - -	
"	15 j	L D	22.45	+	
"	15 j	"	23.00	+	
"	24 j	"	24.30	+	

Tableau IV - Exemples de distribution temporelle de l'activité chez des sujets mis adultes en obscurité permanente : valeur de la période et indication sur sa stabilité dans le temps. Le numéro qui figure dans la colonne "Autocorrélation" est celui du graphique qui, dans la Fig. 40, correspond à l'observation considérée. Lorsque ce mode de calcul n'a pas été employé, l'évaluation de la période n'est qu'approximative.

chez les animaux en L D, le passage de l'obscurité à la lumière (v. par exemple, Fig. 20). L'ensemble de ces caractères se retrouve aussi avec l'activité locomotrice (Fig. 32). Notons enfin que la quantité d'activité ne paraît pas systématiquement subir de modifications sensibles chez les sujets placés en obscurité permanente. A titre d'exemple, les valeurs suivantes ont été relevées chez trois individus (provincialis):

L D				D D			
N°	DUREE	$\bar{m}$ / 24 h	ECART TYPE	DUREE	$\bar{m}$ / 24 h	ECART TYPE	DIFFERENCE P = .05
1	17 j	31 330	5 355	10 j	26 450	3 150	N S
2	16 j	44 365	8 230	22 j	43 330	6 430	N S
3	12 j	40 775	4 575	13 j	45 040	7 740	N S

2.1 b Larves en obscurité permanente

L'activité périodique observée chez les sujets placés adultes en DD traduit l'existence d'un oscillateur capable de conserver un fonctionnement rythmique en l'absence de toute synchronisation lumineuse. Cette situation expérimentale ne permet toutefois pas d'exclure la possibilité d'une "induction" réalisée lors de la vie larvaire, tout entière passée en conditions cycliques.

La façon la plus certaine d'exclure tout facteur inducteur au cours de l'ontogenèse est sans doute de procéder à un élevage en obscurité permanente dès l'éclosion. C'est ce qui a été tenté à plusieurs reprises, mais il est apparu qu'il n'était pas possible, dans de telles conditions, de conduire les animaux jusqu'à la mue imaginale. Ce sont donc des larves placées en D D au stade 2 ou 3 qui ont produit les adultes sur lesquels ont été faits les enregistrements.

D'une manière générale, il apparaît que ces sujets manifestent une activité à peu près ininterrompue où nulle trace de rythmicité n'est décelable.

Chez l'Ephippigère, l'"autonomie" de fonctionnement de l'oscillateur en conditions d'obscurité permanente semble donc assez limitée. On verra plus loin qu'il n'en va pas de même en lumière permanente.

2.1 c Les données actuelles

L'essentiel des résultats relatifs à l'activité rythmique en D D se trouve regroupé en Annexe, dans le Tableau 1. Si un commentaire détaillé à leur sujet paraît superflu, deux remarques sont cependant nécessaires :

- Sur le plan méthodologique, on notera que les auteurs qui ont procédé à des enregistrements de longue durée sur un nombre important d'animaux signalent que la période des sujets placés en D D montre une forte variabilité individuelle ; de ce fait, nombre de mesures faites à partir d'enregistrements trop courts ou insuffisamment nombreux, doivent être considérées comme de simples indications (v. infra : 2.3 b).

- Sur le plan biologique, il convient de remarquer qu'à une exception près (*Schistocerca*), toutes les espèces placées en obscurité permanente manifestent une activité nettement périodique, dont la valeur se situe autour de 24 h. Le caractère circadien de ces rythmes se trouve ainsi établi dans la quasi totalité des cas, et il est intéressant de vérifier la possibilité d'application de la règle d'ASCHOFF sur ces exemples. Cette question fait l'objet du point 2.3 c.

2.2 LUMIERE PERMANENTE (L L)

Les données analysées se rapportent aux actogrammes de 23 insectes, enregistrés en L L pendant une durée totale de 787 jours, soit une moyenne de 34 jours par individu. Ces résultats concernent essentiellement des animaux éclos en L L, ou placés dans ces conditions à un stade très jeune.

2.2 a Insectes éclos en L L

Les terrines contenant les oeufs sont rentrées au laboratoire au début du mois d'avril et placées, à l'abri des variations nycthémerales de luminosité, sous une rampe de trois tubes fluorescents de 20 W donnant un éclairage d'environ 5 000 lux à la surface du sable. Ces conditions lumineuses sont maintenues constantes durant toute la vie de l'insecte.

Le Tableau V montre que, sur 16 insectes éclos en L L, 10 ont montré une activité apériodique, alors que, pour les 6 autres, une période a pu être mesurée (Fig. 33 et 34). En ce qui concerne les individus apériodiques, on remarque que leur activité est distribuée d'une façon irrégulière, mais toujours discontinue^{*}. Le plus souvent, on observe un temps d'activité par 24 h, mais les temps de repos offrent des durées trop variables pour qu'une périodicité puisse être valablement recherchée^{**}.

Quoiqu'avec une meilleure régularité, le même type de distribution temporelle s'observe d'ailleurs chez les sujets rythmiques, aussi l'évaluation de la période demeure-t-elle un peu imprécise. On notera d'ailleurs que le caractère périodique de l'activité ne se maintient pas toujours pendant toute la durée de l'enregistrement, et qu'ainsi, l'activité d'un même animal peut successivement se présenter sous deux formes différentes^{***}.

* On se souvient qu'à l'opposé, les sujets placés en D D à un stade larvaire précoce, montrent une activité ininterrompue (v. supra : 2.1 b).

** Dans quelques cas, il a pu être observé qu'une activité manifestement apériodique acquérait un caractère nettement plus régulier dans sa distribution temporelle, à la suite d'une interruption des conditions d'éclairage continu par un unique temps d'obscurité de quelques heures (Fig. 35). Des faits de même nature sont signalés par BUNNING, KALMUS, PITTENDRIGH, et quelques autres auteurs (revue dans WEBB et BROWN, 1959).

*** Dans ce cas, la partie arythmique de l'enregistrement n'a pas été prise en compte pour le calcul de la période.

1. L L A L ' E C L O S I O N

E S P E C E	DUREE DE L'ENREGIS- TREMENT	NB. D'INDIVI- DUS ENREGIS- TRES SEPARÉ- MENT	P E R I O D E		AUTOCOR- RELATION N°
			valeur	stabilité	
<u>A - activité aperiodique</u>					
ephippiger	220 j (total)	7	n	- - -	10, 14, 15
biterrensis	52 j (total)	2	n	- - -	
provincialis	8 j	1	n	- - -	
<u>B - activité périodique</u>					
ephippiger	20 j	1	16.00	+ +	11
"	29 j	1	# 24.00	-	
"	69 j	11	24.20	-	
"	179 j (total)	3	24.00	+	12, 13

2. L L A P R E S L ' E C L O S I O N

E S P E C E	L L depuis	DUREE DE L'ENREGIS- TREMENT	NB. D'INDI- VIDUS EN- REGISTRES	CONDITIONS ANT ^{RES}	P E R I O D E	
					valeur	stabilité
ephippiger	stade 1	45 j	1	nat. lles	#23.00	-
"	"	12 j	1	"	#23.45	+
"	"	38 j	1	"	> 24.00	+
"	"	63 j	1	"	24.15	+ +
"	"	16 j	1	"	n	- - -
"	stade 4	15 j	1	L D	n	- - -
"	imago	20 j	1	L D	24.00	+ +

Tableau V - Distribution temporelle de l'activité chez des sujets placés en L L (1) dès l'éclosion, (2) après l'éclosion : valeur de la période et indication sur sa stabilité. Le numéro qui figure dans la colonne "Autocorrélation", est celui du graphique qui, dans la Fig. 40, correspond à l'observation considérée. Lorsque ce mode calcul n'a pas été employé, l'évaluation de la période n'est qu'approximative. La lettre n placée dans la colonne "valeur de la période" indique que l'activité se présente sous une forme polypériodique où aucune période dominante n'est décelable.

2.2 b Insectes placés en L L après l'éclosion

De semblables caractères se retrouvent dans l'activité des animaux mis en éclaircment continu à un stade jeune : les individus rythmiques montrent une périodicité assez fluctuante, et, chez les sujets arythmiques, l'activité est distribuée de façon discontinue dans le temps (différence avec les insectes mis en D D à un âge semblable).

2.2 c Possibilité d'induction du rythme au cours de la diapause embryonnaire

L'irrégularité constatée dans la réponse aux conditions d'éclaircment permanent depuis l'éclosion (6 individus ont une activité périodique, 10 sont arythmiques) n'est certes pas établie sur un échantillon suffisant pour qu'il soit possible d'en tirer de véritables conclusions. Néanmoins, on peut voir là, pour le moins, l'indication d'une variabilité individuelle sur l'origine de laquelle il est possible de formuler deux hypothèses :

- (i) ou la capacité de réponse à ce type de situation est effectivement inégale d'un sujet à l'autre (l'horloge biologique peut, ou non, fonctionner en l'absence d'un synchronisateur externe);
- (ii) ou une "induction" se produit au cours de la vie embryonnaire sous l'effet d'un facteur qui, dans les conditions de l'élevage, ne touche pas tous les individus.

La première hypothèse fait implicitement référence à la transmission génétique d'un caractère responsable de la réponse rythmique en L L. Toutefois, on discerne assez mal la signification biologique que pourrait présenter, dans une population d'individus sauvages, la potentialité d'avoir une activité périodique en éclaircment continu, puisque cette situation n'est jamais réalisée dans la nature (du moins sous nos latitudes), et qu'ainsi, la sélection ne saurait avoir de prise sur un tel caractère.

(i) Hypothèse .

La seconde hypothèse peut, en revanche, être formulée d'une manière plus argumentée. En effet, puisque l'alternance lumière-obscurité représente, pour les sujets adultes qui y sont soumis, l'unique synchronisateur de leur activité, il est possible que ce même facteur puisse pareillement agir avant l'éclosion pour induire, au cours de la vie embryonnaire, une rythmicité potentielle capable de s'exprimer ultérieurement chez l'individu qui aura été gardé en conditions d'éclairement constantes dès sa sortie de l'oeuf.

Un tel mécanisme ne peut théoriquement jouer que si les deux conditions suivantes sont successivement remplies : (i) la lumière doit pouvoir traverser le milieu dans lequel se trouve l'oeuf ; (ii) le flux reçu par l'embryon doit présenter une valeur qui se situe dans la gamme des seuils de sensibilité connus.

Nous rappellerons que, dans nos conditions d'élevage, les oeufs sont pondus dans des terrines contenant du sable de Fontainebleau qui sont ensuite exposées aux conditions climatiques et nycthémérales naturelles tant que dure la diapause embryonnaire, c'est-à-dire pendant 20 à 32 mois (v. Partie I : 1.1 b et Fig. 1). La longueur de l'oviscapte étant, chez *ephippiger*, de 15 à 18 mm, c'est donc sous une épaisseur de sable, ne dépassant pas 15 à 18 mm, que sont enfouis les oeufs de cette espèce que nous considérerons plus particulièrement.

(ii) Mesure de la transmission lumineuse dans le sable .

Plusieurs séries de mesures (v. Partie I : 1.1 b) ont permis d'évaluer la valeur de la transmission lumineuse dans le sable de Fontainebleau imprégné d'eau. La Fig. 36 donne, pour différentes épaisseurs, la densité optique et le facteur de transmission. On voit ainsi que, sous des épais-

seurs de 10, 15 et 18 mm, il subsiste respectivement 0,01, 0,00015, 0,000015 % du flux incident.

Dans les conditions de la mesure et dans les limites considérées, le milieu se révèle donc capable de transmettre une certaine proportion du rayonnement qui le frappe en surface. Il apparaît d'ailleurs que le flux transmis est supérieur à ce que laisse prévoir la loi de proportionnalité entre la densité optique et l'épaisseur traversée et qu'ainsi, à la transmission directe se surajoute une diffusion due à la présence d'eau interstitielle.

(iii) Interprétation biologique.

Il reste évidemment à savoir si le flux lumineux qui atteint l'oeuf est encore dans la zone de photosensibilité de l'organisme.

On considère que, par temps ensoleillé, l'éclairement au sol dépasse 100 000 lux, la valeur tombant à environ 20 000 lux pour un ciel couvert. La réflexion de surface n'intervient pas de façon très sensible puisque, pour le sable mouillé, elle équivaut à environ 10 % du flux incident. On peut donc estimer qu'aux profondeurs auxquelles l'oeuf d'ephippiger peut avoir été placé, l'éclairement se situe dans les limites suivantes :

profondeur	$I_o = 20\ 000\ \text{lux}$	$I_o = 100\ 000\ \text{lux}$
10 mm	2 lux	10 lux
15 mm	0,03 lux	0,15 lux
18 mm	0,003 lux	0,015 lux

A défaut de données concernant les rythmes d'activité eux-mêmes, quelques résultats sur les seuils de réponse photopériodique montrent que certaines de ces valeurs sont encore supra-liminales pour d'autres espèces : ainsi, chez Leptinotarsa, de WILDE et BONGA (1958) situent le seuil de réponse pour la diapause imaginale à 0,1 lux ;

cette même valeur est donnée par KOGURE (1933) pour l'oeuf et les premiers stades larvaires de Bombyx mori (diapause embryonnaire) ; chez la larve du Diptère Tendipedidae Metriocnemus knabi (diapause larvaire), le seuil se place à environ 0,02 lux (PARIS et JENNER, 1959). Enfin, chez Laspeyresia molesta, DICKSON (1949) estime à 1 lux l'éclairement qui, parvenant à la larve au travers du péricarpe de la pomme où elle est logée, suffit à induire la réponse photopériodique. Ainsi peut-on considérer que, dans les conditions de l'expérience, l'éclairement auquel est soumis l'oeuf est d'un ordre de grandeur qui n'exclut pas l'hypothèse d'une action physiologique de la lumière.

Encore que le site précis de la photoréception embryonnaire demeure problématique, on doit noter que, chez l'embryon d'Ephippiger, les yeux sont parfaitement formés après le premier hiver, soit, selon sa durée, à la moitié ou au tiers du temps passé en diapause (DUMORTIER, 1967).

Tant sur le plan physique (transparence du milieu) que sur le plan biologique (seuil de sensibilité), les conditions paraissent donc être réunies pour une induction embryonnaire du rythme sous l'effet du cycle d'éclairement. S'il en est ainsi, et si l'hypothèse d'un processus d'induction mérite d'être retenu, il reste encore à comprendre pourquoi ce processus se produirait chez certains embryons (supposés donner ultérieurement des imagos à activité périodique en L L) et pas chez d'autres (supposés produire des imagos arythmiques dans ces mêmes conditions).

L'explication la plus évidente est que les oeufs ne sont pas uniformément soumis à l'action de la lumière. En effet, d'une part, la profondeur à laquelle ils sont enfouis n'est pas constante, et, d'autre part, sous l'action des agents atmosphériques, le sable se creuse ou se surélève en surface, modifiant ainsi l'épaisseur de la couche. Ainsi, le flux qui atteint les divers embryons peut-il être de

valeur inégale, infra ou supra liminaire selon le cas. De plus, des terrines exposées aux conditions climatiques naturelles pendant deux, voire trois ans, se recouvrent partiellement de mousses qui constituent un écran pour les oeufs au-dessus desquels elles se sont développées.

2.2 d Les données actuelles

L'essentiel des résultats publiés est regroupé en Annexe, dans le Tableau 1, conjointement à ceux qui concernent les conditions d'obscurité constantes.

2.3 CONCLUSIONS : CARACTERISATION DU RYTHME D'ACTIVITE STRIDULATOIRE D'EPHIPPIGER EN CONDITIONS CONSTANTES

2.3 a Nature circadienne

Les exemples où une activité périodique (quelle qu'en soit la valeur) s'est manifestée, soit en L L, soit en D D, sont assez nombreux pour autoriser à conclure qu'Ephippiger possède bien un rythme endogène, en d'autres termes, que son "oscillateur" peut fonctionner, au moins temporairement, sans l'aide d'une synchronisation extérieure. Le cas des insectes élevés depuis l'oeuf en L L en est une preuve tout à fait indiscutable. En conséquence, le rythme d'activité stridulatoire peut, à juste titre, être qualifié de circadien*.

2.3 b Variabilité

La réponse aux conditions constantes de lumière ou d'obscurité se marque chez Ephippiger par une double instabilité : d'un sujet à l'autre, et chez un même individu, au cours du temps.

* La notion de caractère circadien ignore l'origine "historique" de la rythmicité endogène. De ce fait, le rythme peut aussi bien appartenir au patrimoine héréditaire du sujet que se trouver acquis au cours de l'ontogenèse. Dans l'un et l'autre cas, il peut pareillement être qualifié de circadien.

Il semble que ce soit là un phénomène d'une nature très générale. En effet, une semblable variabilité a pu être observée dans l'activité d'autres espèces soumises à des conditions constantes, chaque fois qu'il a été procédé à des enregistrements de longue durée sur des échantillons suffisamment importants. Ainsi, LOHMANN (1967) et ROBERTS (1960) signalent chez Leucophaea maderae une dispersion notable des durées de la période en L L et en D D ; WEBER (1967) fait une constatation identique chez Carabus, et BUNNING (1964) note que cette variabilité individuelle caractérise aussi bien les rythmes animaux que les rythmes végétaux. Enfin, il convient de citer les conclusions d'un récent travail de LIPTON et SUTHERLAND (1970) d'où il ressort que, sur un ensemble de 75 Periplaneta americana maintenues en D D,

25,3 % montrent une activité apériodique,

40 % une périodicité instable,

34,7 % une activité périodique.

Chez ces derniers sujets, la valeur des périodes mesurées est, selon les individus, égale, inférieure ou supérieure à 24 h.

Il est donc clair qu'en conditions constantes, la période ne peut systématiquement représenter une caractéristique de l'espèce. On ne peut le plus souvent que définir une "tendance" à partir de l'expression statistique des résultats.

2.3 c Règle d'ASCHOFF

Sous le nom de "règle circadienne" ou de "règle d'ASCHOFF" est désigné un ensemble de relations empiriquement établies par ASCHOFF de 1952 à 1960, entre divers paramètres de l'activité mesurés en conditions constantes, et la nature (L L ou D D) de ces conditions, d'une part, la valeur de l'éclairement (en L L), d'autre part (analyse et exemples dans HOFFMANN, 1965).

Plus précisément, la règle prévoit que :

- Chez une espèce à activité diurne :

1. la période est plus courte en L L qu'en D D ;

2. en L L, la période décroît lorsque l'éclairement augmente.

- Chez une espèce à activité nocturne :

1. La période est plus longue en L L qu'en D D ;

2. en L L, la période croît lorsque l'éclairement augmente* .

	A C T I V I T E en L D	
	d i u r n e	n o c t u r n e
T en D D, en L L	$T_{L L} < T_{D D}$	$T_{L L} > T_{D D}$
$T_{L L} = f(I)$	$T_{L L} \searrow$ si $I \nearrow$	$T_{L L} \nearrow$ si $I \nearrow$

En ce qui concerne Ephippiger, la nature des résultats (v. supra) ne permet pas d'apprécier valablement si les variations constatées dans la durée de la période en L L et en D D se font dans le sens que prévoit la règle d'ASCHOFF. On notera d'ailleurs qu'en dehors de biterrensis, dont l'activité se place presque exclusivement dans le temps de lumière, les deux autres espèces ne peuvent pas être très rigoureusement caractérisées comme diurnes (Fig. 18).

Cette quasi impossibilité de vérifier ici les deux premiers points de la règle, se retrouve assez largement à propos d'autres espèces. Il ne peut d'ailleurs en être autrement, compte tenu du caractère d'instabilité que présente dans de nombreux cas, le paramètre "période" (v. 2. 3 b). On notera d'ailleurs que, dans leur ensemble, les données actuelles relatives aux insectes n'apportent pas davantage de confirmation au troisième point de la règle (v. note ci-dessous ; RENSING et BRUNKEN, 1967).

* Un troisième point, que nous ne considérerons pas ici, concerne la corrélation entre la fréquence ($1/T$), le rapport "temps d'activité/temps de repos", et la quantité d'activité.

Dans le Tableau 1 (Annexe), les cas en accord ou en opposition avec la règle d'ASCHOFF sont signalés, chaque fois que la précision des résultats donnés par les auteurs le permet.

Si l'on considère que les différents points de la règle d'ASCHOFF sont, par contre, très largement vérifiés chez les Vertébrés, on doit admettre que les processus physiologiques qui participent à la régulation temporelle de l'activité dans ce phylum, s'organisent dans un modèle différent de celui qui existe chez les Arthropodes.

TROISIEME PARTIE

ETUDE EXPERIMENTALE

C H A P I T R E 1

RECHERCHES SUR LES BASES PHYSIOLOGIQUES DE L'ACTIVITE PERIODIQUE

1. M O D A L I T E S D ' A C T I O N D U C Y C L E L D S U R L E S Y S T E M E P E R I O D I Q U E : E S S A I D ' I N T E R P R E T A T I O N
--

1.1 HYPOTHESE

Elle repose sur la considération de deux faits extrêmement constants :

- (i) Le début de l'activité se situe pendant le temps d'obscurité, et la fin se place au cours du temps de lumière.
- (ii) Le passage $D \rightarrow L$ s'accompagne d'une augmentation de la quantité d'activité par unité de temps (cet effet est particulièrement marqué chez biterrensis (Fig. 10, 20). Accessoirement, on peut observer chez des animaux en D D une brusque montée de l'activité en réponse à une coupure de l'obscurité par un temps de lumière.

La lumière possède donc un incontestable pouvoir stimulateur (point ii), mais ce caractère n'est évidemment pas à l'origine du départ de l'activité puisque celui-ci se fait plusieurs heures avant l'établissement de L, c'est-à-dire, en plein temps obscur (point i). Pour les mêmes raisons, le passage à l'obscurité ne peut davantage être un repère temporel intervenant comme stimulus.

Or, le rôle synchronisateur manifeste que joue le cycle L D implique nécessairement que l'un de ses deux temps, ou L, ou D, agisse de la manière la plus déterminante sur les mécanismes qui servent de base physiologique à l'activité. On est donc conduit à l'hypothèse d'une action différée impliquant l'existence d'un système de "temporisation". Le processus biologique permettant, théoriquement, de réaliser le plus simplement ce type d'action est de nature humorale.

L'hypothèse de déroulement suivant peut être envisagée : sous l'effet d'un facteur de l'environnement (L ou D), un produit est formé par l'organisme, puis libéré, et son accumulation progressive conduit au dépassement d'un seuil à partir duquel il exerce son action sur le système biologique. Dans un deuxième temps, lorsque le stimulus physique a disparu, interviennent des processus de dégradation qui conduisent à un abaissement du taux en deçà de la valeur liminaire ayant pour conséquence la suppression de l'action.

On conçoit que si un tel schéma peut reposer aussi bien sur le jeu d'une substance inhibitrice que sur celui d'une substance activatrice (cette alternative est illustrée dans la Fig. 37), l'identité du temps actif (L ou D) n'est par contre pas indifférente dans l'un et l'autre cas : compte tenu de la relation de phase que montre l'activité avec le cycle L D, une action inhibitrice ne peut être développée que sous l'effet de la lumière, une action activatrice que sous celui de l'obscurité.

Cela étant, on doit encore noter que ces deux aspects de l'hypothèse ne sont pas simplement équivalents au signe près, mais que l'une est plus "explicative" que l'autre. En effet, si le jeu d'une substance inhibitrice suffit à rendre compte de la façon dont la lumière peut, par le caractère cyclique de son action, imposer un découpage temporel précis à l'activité (qui se trouve ainsi simplement autorisée ou empêchée), l'hypothèse n'offre, par contre, aucune explication quant à la nature des phénomènes qui commandent le départ de cette activité et qui en entretiennent

le cours. A l'opposé, la substance dont on suppose l'action activatrice permet de formuler une hypothèse plus complète, puisqu'elle conduit à rapporter la manifestation de l'activité, non à la simple levée d'un blocage, mais à l'apparition d'une action déclenchante

1.2 ESSAI DE VERIFICATION EXPERIMENTALE

1.2 a Principe

Parmi les méthodes qui rendent possible un contrôle de la validité d'hypothèses de ce type, on doit au départ s'attacher à celles permettant de suspendre (ou au moins de ralentir) l'activité physiologique qui donne naissance à la substance active (+ ou -). Si l'action inhibitrice d'agents pharmacodynamiques est trop spécifique pour être retenue dans un premier temps, le froid peut constituer, par contre, un moyen dont on sait qu'il est d'ordinaire efficace et peu sélectif (voir en 1.3 les limites théoriques des conclusions auxquelles peut conduire cette méthode).

Les insectes ont donc été soumis, par lots de 4 à 7 individus, à une réfrigération de plusieurs heures (température comprise entre + 1 et + 10°C) intervenant, soit au cours du temps de lumière ("matinées froides"), soit au cours du temps d'obscurité ("nuits froides"). Dans tous les cas le cycle $L D_n$ est maintenu*.

* Les insectes sont placés à l'heure choisie dans un réfrigérateur muni d'une porte vitrée, placé face à une fenêtre. Les conditions lumineuses sont donc celles qui résultent du cycle nycthémeral naturel au moment de l'expérience (octobre). Dans quelques cas, et afin de rendre constant le facteur lumière, une batterie de 9 tubes fluorescents de 20 W a été disposée devant la vitre du réfrigérateur. Après le temps de réfrigération, les insectes sont mis en enregistrement à 25° C.

1.2 b Matinées froides

Objectif: blocage de la formation de la substance - . Dans une première série de 12 tests, la réfrigération commencée peu après le passage D $\rightarrow$ L cesse entre 14 h 30 et 15 h 15, c'est-à-dire après l'heure à laquelle l'activité stridulatoire prend ordinairement fin. De façon systématique, le traitement donne lieu à une activité assez dense pendant les deux ou trois heures qui suivent le retour aux conditions thermiques normales (25°) (Fig. 38).

1.2 c Nuits froides

Objectif : blocage de la formation de la substance +. Au cours d'une autre série (6 tests), le refroidissement appliqué le soir est prolongé jusqu'au lendemain au lever du jour, les animaux étant alors mis en enregistrement à 25°. Ici aussi, les résultats sont homogènes, puisque l'activité, qui débute peu après le réchauffement, s'achève généralement entre 12 et 14 h, tout comme dans les conditions normales (Fig. 38).

1.3 INTERPRETATION : VALEUR DE L'HYPOTHESE

La Fig. 39 regroupe de façon synthétique les différents éléments à considérer avec les rapports de causalité qui les lient dans l'hypothèse. L'examen de cette figure et celui des Fig. 37 et 38 permettent d'aboutir aux conclusions suivantes :

- A. Le principe de la vérification expérimentale entreprise :
 - a - permet l'acceptation ou le rejet de l'hypothèse dans les termes où elle est formulée ;
 - b - ne permet pas de prouver sa validité ;
 - c - ne permet pas de faire le choix entre l'hypothèse + et l'hypothèse - .

Il s'agit donc d'un contrôle très global qui peut néanmoins fournir des raisons de poursuivre, ou non, l'investigation.

B. Les résultats expérimentaux :

- a - dans l'expérience "matinées froides" sont conformes à ceux théoriquement attendus si l'hypothèse est acceptable ;
- b - dans l'expérience "nuits froides", sont opposés à ceux théoriquement attendus, si l'hypothèse est acceptable et conduisent à son rejet.

Ainsi, ces deux séries de résultats expérimentaux aboutissent-elles à des conclusions apparemment contradictoires. Toutefois, si l'on retient que le test ne permet pas de choisir l'une ou l'autre des hypothèses, on constate qu'elles deviennent toutes deux acceptables (donc que l'hypothèse humorale peut être retenue) si l'on admet que :

- 1 - Le refroidissement n'exerce un effet de blocage que sur l'une des deux séquences du phénomène : soit sur le processus de formation et de libération, soit, au contraire, sur celui de dégradation.
- 2 - Celui des deux processus qui est bloqué dans le cas d'une substance, se produit au contraire normalement dans l'autre, et vice versa. On serait ainsi amené à envisager, soit le jeu d'une substance + se synthétisant et se libérant au froid, mais ne se dégradant pas dans ces mêmes conditions de température, soit, au contraire, le jeu d'une substance - susceptible, non d'être synthétisée et libérée, mais uniquement dégradée au froid.

En conclusion, et compte tenu du caractère précaire des éléments de démonstration que fournit l'expérience, il n'est guère possible de pousser plus loin l'interprétation sur la base de ces seules données, sans prendre le risque d'aboutir à des constructions purement spéculatives.

1.4 AUTRES METHODES DE VERIFICATION

Sur le plan méthodologique, le procédé le plus démonstratif de mise en évidence de la commande humorale d'un phénomène consiste à faire passer le milieu intérieur (supposé véhicule du produit) d'un sujet donneur à un sujet récepteur.

Ce passage peut se faire d'une façon soudaine par injection, ou de manière continue par parabiose. La première méthode est rarement probante lorsque le liquide transfusé est l'hémolymph. En effet, si le produit se trouve chez le donneur à un taux efficace, il subit une forte dilution lors de son introduction dans le milieu intérieur du receveur et, de plus, ne tarde pas à être dégradé par les processus normaux du métabolisme*. Sa présence a donc peu de chance d'être révélée dans ces conditions, aussi les divers essais menés avec cette méthode ne seront-ils signalés ici que pour mémoire (v. Ch. 1, 2.2 b).

De l'hémolymph (de 0,1 à 0,5 ml) prélevée sur un insecte, soit en activité, soit au repos, est injectée à un receveur (préalablement ponctionné d'une quantité équivalente) dont l'activité est décalée de 12 h (cycle inversé). Si le milieu intérieur renferme un quelconque produit actif dont la concentration varie cycliquement, celle-ci est vraisemblablement différente chez les deux individus. Dans l'hypothèse d'une action humorale, et en faisant abstraction des critiques méthodologiques précédentes, la transfusion pourrait donc être suivie d'une reprise ou d'un arrêt de l'activité, selon que le donneur est actif ou au repos (le receveur étant, lui, dans la situation contraire). Si les essais effectués montrent que l'on ne provoque jamais de la sorte un retour de l'activité après l'heure normale de son interruption, il apparaît aussi que l'injection d'hémolymph d'un donneur au repos provoque assez régulièrement

* Par contre, l'injection d'un broyat d'organe, du fait de sa forte concentration en produit actif, peut entraîner une réponse significative chez le receveur.

une chute de l'activité chez le receveur. Toutefois, il est clair que cet effet peut tenir à une toute autre cause que la présence d'un produit inhibiteur.

Au total, ces résultats ne peuvent donc être valablement retenus comme éléments d'appréciation de la validité d'une hypothèse humorale.

Contrairement à la simple transfusion, la mise en communication des milieux intérieurs, telle qu'on l'obtient par parabiose, conduit à une situation où peuvent se révéler au mieux les déterminismes de nature humorale. La parabiose est cependant une technique dont la mise en oeuvre pose de sérieux problèmes dans le cas particulier de l'étude de l'activité stridulatoire. En effet, lorsque le phénomène considéré est de nature strictement "physiologique", la mue ou la diapause par exemple, sa manifestation, même partiellement entravée par les conditions de la parabiose, est en général assez claire pour être reconnue sans équivoque. Par contre, les conditions fortement contraignantes de la parabiose risquent de provoquer un choc suffisant pour altérer les schémas nerveux qui commandent l'expression de certaines conduites comme la locomotion ou la stridulation, et, par là, entraîner une perturbation telle de la réponse que celle-ci devient difficilement interprétable. A cela s'ajoute, dans le cas de l'activité stridulatoire, le fait que le proche contact de deux mâles entraîne toujours des réactions agressives particulièrement marquées sur le plan acoustique, et surtout que le jeu normal des élytres, nécessaire à l'émission sonore, est mécaniquement impossible dans cette situation.

Cet ensemble de raisons fait que nous nous sommes efforcé de réaliser une technique de parabiose sur animaux en contention et en situation d'isolement réciproque (v. Ch. 1, 2.2 b). Dans ces conditions, les milieux intérieurs ne peuvent être mis en relation que par l'intermédiaire d'un cathéter, dispositif qui s'oppose évidemment à une bonne circulation de l'hémolymph. Il s'ensuit donc une stase qui, dans les 48 h, s'accompagne d'une fragmentation

de, la colonne de liquide. Tous les essais entrepris se sont heurtés à cet écueil, et le recours à la technique de la parabiose apparaît donc subordonné à la mise au point d'un système de circulation forcée.

1.5 LES DONNEES ACTUELLES

1.5 a Bases expérimentales

Si l'action synchronisatrice du cycle L D constitue un fait d'observation quasi général, les tentatives d'explication physiologiques en sont rares, et les données expérimentales sur lesquelles elles reposent, peu consistantes. HARKER, dès ses premières publications (1956), conclut à l'action déterminante chez Periplaneta americana d'un facteur transporté par l'hémolymphe, sur la base d'une expérience de parabiose dans laquelle sont joints, dos à dos, un "porteur" arythmique (élevé depuis l'éclosion en L L) et un "porté" présentant un rythme normal. Ce dernier individu étant amputé de ses pattes, l'activité locomotrice du couple est donc celle du seul porteur. On constate alors, qu'en L L, cette activité se manifeste avec le rythme que montrait initialement l'insecte porté. Selon l'auteur, le facteur en cause, de nature hormonale, résulte de la neurosécrétion périodique du ganglion sous-oesophagien, ce que semble confirmer le fait que le rythme d'un donneur peut être transmis à un receveur arythmique par implantation de ce ganglion.

L'"horloge interne" paraissait ainsi identifiée. Pour rendre compte de son fonctionnement, indépendamment ou non du synchronisateur L D, HARKER était alors amené à faire intervenir un double cycle de commande (1959) :

- un cycle secondaire (dont la nature n'est pas précisée), qui, par sa capacité de répondre à tout moment au signal de synchronisation (passage L → D dans le cas de Periplaneta), serait responsable de l'ajustement rapide de la phase de

l'activité sur celle du cycle L D ;

- un cycle primaire représenté par la neurosécrétion du ganglion sous-oesophagien. Son caractère périodique ne conférerait à ce processus neuro-endocrinien qu'une possibilité discontinue de se synchroniser sur le signal L $\rightarrow$ D ; l'auteur admet en effet l'existence d'un rythme au niveau du ganglion sous-oesophagien : sécrétion impossible, sécrétion obligatoire, sécrétion possible, le dernier de ces trois états étant seul sensible à l'action du signal ; le passage L $\rightarrow$ D survenant à ce stade déclencherait l'activité des cellules neurosécrétri-ces réglant à son tour l'activité locomotrice de l'animal. Ce cycle primaire plus "profond" , et, par là, relativement moins soumis aux variations des conditions lumineuses, serait ainsi à l'origine du maintien du rythme lorsque la synchronisation externe est expérimentalement supprimée (L L ou D D).

Les données sur lesquelles s'appuient les conclusions de HARKER procèdent d'une méthodologie très élaborée faisant, en particulier, appel à la réfrigération in situ du ganglion sous-oesophagien (blocage de son activité neurosécrétrice) et à son implantation chez un receveur arythmique (1960). Malheureusement, l'intérêt de cet ensemble de travaux est aujourd'hui des plus incertains puisque leurs résultats ont été infirmés par plusieurs auteurs sur la base d'une expérimentation parfaitement rigoureuse (v. 2.2 : II).

1.5 b Validité des hypothèses impliquant un déterminisme humoral

Les hypothèses qui font intervenir un mécanisme humoral (voire hormonal), soit pour rendre compte des relations de période et de phase entre l'activité et le synchronisateur L D, soit, plus largement, pour expliquer la nature endogène des rythmes, ne perdent pas leur intérêt du simple fait qu'il n'est pas actuellement possible de les fonder sur des bases physiologiques et anatomiques solides.

Différents ordres de raisons autorisent, en effet, à considérer que leur valeur explicative théorique demeure :

- (i) La seule hypothèse "concurrente" (commande périodique par le système nerveux) n'est tirée que de faits expérimentaux très fragmentaires et insuffisamment probants. Ce point sera repris dans les conclusions générales.
- (ii) Les recherches "analytiques" (v. Introduction) ont recours à des modèles analogiques qui trouvent une concrétisation possible dans les processus auxquels font appel les hypothèses humorales. (a) Ainsi, l'hypothèse de BUNNING (1964), qui repose sur le concept d'une alternance "tension-relaxation", représente-t-elle un modèle abstrait sur lequel on peut superposer l'interprétation chimique "formation - dégradation d'un produit" développée précédemment. Dans les deux cas, un processus dynamique est suivi du retour à un état zéro. (b) Par une orientation de recherche et une méthodologie toutes différentes, HARKER, d'une part, PITTENDRIGH et son équipe, d'autre part, ont été conduits à introduire une même notion d'oscillateurs couplés dans l'explication générale qu'ils proposent du caractère rythmique de l'activité. Or, il est certain que l'hypothèse de sécrétion cyclique avancée par HARKER (même si elle manque d'une démonstration expérimentale indiscutable) représente une transposition concrète très satisfaisante des modèles théoriques de PITTENDRIGH.
Ces simples constatations confèrent déjà aux hypothèses humorales une valeur heuristique certaine, mais quelques évidences indirectes leur apportent aussi des éléments de confirmation plus concrets.
- (iii) C'est ainsi que chez le Crabe Gecarcinus lateralis, BLISS (1962) a constaté que si l'ablation des pédoncules oculaires (qui supprime l'organe X et la glande du sinus) ne faisait pas disparaître le caractère rythmique de l'activité chez un animal maintenu en D D, elle entraînait néanmoins un net raccourcissement de la période (24 h 12 avant l'opération, 22 h 42 après).

L'observation, faite sur un seul individu, serait de peu de poids si NAYLOR et WILLIAMS (1968) n'avaient confirmé le rôle des pédoncules oculaires au terme d'une expérimentation portant sur un autre Brachyoure, Carcinus maenas, qui, gardé en L L, conserve un rythme qui correspond à celui des marées. L'élimination des pédoncules oculaires supprime le rythme et élève le niveau de l'activité. Inversement, l'injection d'extrait de pédoncule à des sujets opérés a pour effet de diminuer l'activité. Il semble donc que les pédoncules soient la source d'une substance (produite par l'organe X ?) qui, véhiculée par le milieu intérieur, exerce une action inhibitrice sur l'activité.

Les Scorpions Heterometrus swammerdami et H. fulvipes fournissent un autre exemple incomparablement plus démonstratif. En étudiant l'activité électrique spontanée de la chaîne ventrale, RAO (1963, 1964) a pu montrer qu'elle présentait une périodicité de 24 h, en phase avec l'activité locomotrice. A un moment du temps de repos, RAO et GROPALAKRISHNAREDDY (1967) font alors baigner la préparation dans de l'hémolymphe prélevée sur des sujets actifs et notent en réponse une remontée significative de la cadence des potentiels d'action recueillis sur la chaîne (un tel effet ne se produit pas si l'hémolymphe provient d'individus inactifs). Il apparaît donc que l'activité est corrélative de la présence dans le milieu intérieur d'une certaine substance qui n'est apparemment pas l'effet, mais la cause de l'activité. La source paraît en être située dans la masse ganglionnaire céphalothoracique, puisque le surnageant d'un broyat de ces structures possède les mêmes propriétés que l'hémolymphe. Si les travaux sur l'Insecte n'ont rien produit d'aussi probant, on doit pourtant retenir deux expériences dont les résultats constituent pour le moins des indications intéressantes.

GRISON (1943) observe qu'au sortir de la diapause hivernale, l'imago de *Doryphore* montre, en L L, une activité arythmique tant qu'il n'a pu s'alimenter. La prise d'une quantité minime de nourriture (1 cm^2 de feuille de pomme de terre) suffit à faire apparaître le rythme. Le fait qu'un résultat comparable soit obtenu après une simple ingestion d'eau, montre qu'une réhydratation de l'organisme (la cavité générale est vide d'hémolymphe à l'issue de la diapause) reconstituant le milieu intérieur est indispensable à la reprise de la manifestation rythmique de l'activité; or, la circulation d'un liquide organique est aussi la condition nécessaire au fonctionnement d'un mécanisme humoral.

Plus récemment, HINKS (1967, dans un travail portant sur les Lépidoptères Noctua pronuba et Agrotis ypsilon a montré que la destruction des cellules "A" de la pars intercerebralis supprimait l'activité de vol nocturne (l'activité diurne n'étant pas affectée par l'opération). L'examen histochimique de ces mêmes cellules révèle leur forte teneur en tryptophane, lequel, sous sa forme 5-hydroxy, est connu comme précurseur de la sérotonine. Or, l'injection de cette dernière substance a pour effet d'augmenter l'amplitude et la durée de l'activité nocturne. L'auteur retient donc l'hypothèse d'une commande humorale de l'activité nocturne de vol par l'intermédiaire de la sérotonine produite à partir des cellules "A" de la pars intercerebralis.

1.6 CONCLUSIONS

Au total, l'action synchronisatrice du cycle L D s'exerçant chez Ephippiger au moyen d'un médiateur humoral, constitue une hypothèse sur la validité de laquelle les tentatives de vérification expérimentale faites ici ne permettent pas de se prononcer. Les rares travaux conduits dans cet esprit sur d'autres espèces n'apportent

tent pas davantage de démonstration indiscutable.

Si les raisons d'accepter ou de rejeter l'hypothèse sont donc essentiellement d'ordre théorique, on doit pourtant retenir qu'elles ont récemment été renforcées par quelques indications nettement positives obtenues dans l'étude d'Arthropodes autres que les Insectes.

Sur ces bases, il paraît actuellement justifié de voir dans un processus de nature humorale la principale composante du déterminisme des rythmes d'activité, tant pour ce qui est de la synchronisation sur un repère temporel cyclique, que de la marche de l'oscillateur biologique en conditions constantes.

2. LES STRUCTURES ET L'ACTIVITE PERIODIQUE

Au point où nous sommes parvenus maintenant dans la connaissance du rythme d'activité stridulatoire de l'Ephippigère, nous disposons de deux certitudes et d'une hypothèse.

La première certitude est que, lorsqu'il est présent, le cycle L D impose sa période à la distribution temporelle de l'activité. Ainsi est-on autorisé à conclure qu'au tout début de la chaîne des processus qui aboutissent au phénomène rythmique observé, se place un système photorécepteur. L'identification de ce système constitue donc un sujet d'étude pleinement justifié dont le développement sera donné dans le chapitre suivant.

La seconde certitude concerne l'existence d'une commande endogène, seule capable de permettre le maintien du caractère périodique de l'activité en l'absence du synchronisateur L D (conditions constantes).

L'hypothèse, enfin, se rapporte à la nature humorale des processus physiologiques qui servent de médiateurs entre la réception du facteur physique de synchronisation et la manifestation de l'activité.

Toutefois, il est clair que, par leur caractère même - trop général

pour l'un (commande endogène), trop conjectural pour l'autre (mécanisme humoral) - ces éléments ne fournissent aucune indication sur le sens dans lequel peut être engagée la suite du travail. Aussi est-ce à une investigation de caractère quasi systématique que nous avons eu recours, méthodologie sans doute peu satisfaisante, mais qui demeure actuellement la seule voie offrant une chance de conduire à un résultat.

Le rapport entre les structures et l'activité périodique peut s'analyser sur deux plans étroitement apparentés : celui du rôle des structures dans le déterminisme du caractère rythmique de l'activité, et celui de la recherche d'un fonctionnement périodique dans l'activité même des structures considérées. Tel est l'ordre qui sera suivi.

A - PARTICIPATION DES STRUCTURES A L'ACTIVITE PERIODIQUE

2.1 STRUCTURES ENDOCRINES : CORPORA CARDIACA ET CORPORA ALLATA

Découvertes par SWAMMERDAM vers 1670 (D. MORTIER, 1969) décrites à nouveau par LYONET en 1760, ce n'est que récemment que les glandes rétrocérébrales sont apparues avec toute leur importance dans la régulation d'un grand nombre de fonctions chez l'Insecte. Se référant implicitement à l'hypothèse d'un déterminisme humoral, quelques auteurs ont donc tenté de voir si le spectre d'action des corpora cardiaca et des corpora allata ne couvrirait pas aussi les rythmes d'activité. De façon assez uniforme, les résultats sont apparus négatifs (v. ci-dessous : iii) et les essais auxquels nous avons procédé n'ont fait que confirmer cette opinion.

2.1 a Technique

v. Partie 1, 2.1 b (iii).

2.1 b Résultats

Sur 12 individus mis en enregistrement après avoir subi l'ablation, soit des corpora allata, soit des corpora cardiaca

6 seulement ont eu une survie suffisante (de 9 à 32 jours) pour qu'il soit possible d'apprécier l'effet de l'intervention. Bien que numériquement insuffisants pour autoriser une conclusion certaine, ces résultats sont cependant homogènes et recoupent ceux publiés par d'autres auteurs ; gardés en L D, les opérés (qu'il s'agisse des allatectomisés ou des cardiaectomisés) montrent un rythme normal et conservent toute leur capacité de synchroniser sur L D_i (Fig. 41).

Encore qu'il ne soit pas constant, le seul effet appréciable de l'une ou de l'autre intervention est une chute de la quantité journalière d'activité, mais il est bien évident qu'un tel effet peut n'être que la conséquence d'une perturbation physiologique consécutive à l'ablation, et non l'expression d'une action directe et spécifique.

Ainsi, si les glandes rétrocébrales interviennent chez l'Ephippigère dans la manifestation périodique de l'activité stridulatoire, ce ne peut être que d'une façon discrète que seul un grand nombre d'observations pourrait statistiquement faire apparaître.

2.1 c Les données actuelles

Malgré la diversité des conditions expérimentales et des espèces, les conséquences de l'élimination des corpora allata, des corpora cardiaca, ou des deux structures à la fois, paraissent assez uniformément limitées, voire inexistantes.

Procédant à l'ablation des corpora allata et des corpora cardiaca, chez Carausius morosus, EIDMANN (1956) constate que les opérés placés en L D, manifestent une activité plus faible mais qui demeure néanmoins rythmique. En D D, par contre, rythme et quantité d'activité sont les mêmes que chez les témoins.

Selon HARKER (1956), la suppression des corpora cardiaca est dépourvue d'effet chez Periplaneta americana maintenue en L D, mais entraîne une arythmie si l'insecte est placé

en L L. L'allatectomie chez cette même espèce conduit aussi à une abolition du rythme, mais il semble que ce soit là, plus la conséquence de la rupture du nerf allato-sous-oesophagien*, que celle de la disparition de la glande elle-même. HARKER devait en effet montrer (1960) que ce nerf, qui paraît sortir du corpus allatum (d'où son nom), envoie des fibres dans le corpus cardiacum, lequel, par cette voie, écoule des produits colorables jusqu'au ganglion sous-oesophagien. La seule section du nerf suffisant à abolir la périodicité, l'auteur était amené à conclure que la "substance cardiacale" réglait la neurosécrétion rythmique du ganglion sous-oesophagien, laquelle - selon son opinion - commandait à son tour la manifestation rythmique de l'activité. Ce rôle déterminant du ganglion sous-oesophagien paraissant aujourd'hui très douteux, on ne peut qu'accueillir avec réserve toute explication qui en postule l'existence.

Expérimentant sur la même espèce, ROBERTS (1966) aboutit d'ailleurs à des conclusions toutes différentes : l'ablation des corpora allata, pratiquée sur 22 individus n'affecte pas le rythme de 20 d'entre eux placés en D D ou en L L et enregistrés durant plusieurs semaines. Le même auteur montre pareillement que la disparition des corpora allata et des corpora cardiaca laisse actifs et rythmiques 20 insectes sur 26, quelles que soient les conditions (L D, D D, L L). Chez P. americana encore, BRADY (1967) observe que la suppression des seuls corpora cardiaca est tout aussi inefficace.

Dans tous ces travaux, la persistance ou la disparition du caractère périodique de l'activité était l'"indicateur" du rôle possible des glandes rétrocébrales. C'est en considérant la quantité d'activité qu'ODHIAMBO (1966) a pu montrer

* HARKER crée une nouvelle dénomination pour ce nerf qui n'est autre que le nervus corporis allati II (NCA II). Cf. WILLEY, 1961.

que les corpora allata prenaient cependant une part à la régulation du phénomène. En effet, le mâle adulte de Schistocerca gregaria, peu actif à la suite d'une allatectomie, recouvre un niveau d'activité normale après implantation d'une paire de corpora allata provenant d'un jeune imago. On notera toutefois que STRONG (1968) n'observe pas de différence quantitative chez Locusta migratoria entre allatectomisés et témoins, confirmant du même coup les indications données par FINGERMAN, LAGO et LOWE (1958) à propos de Romalea microptera. Pareillement, on doit retenir que l'implantation d'une paire de corpora allata à des Carabus nemoralis rendus inactifs par une ligature du cou ne parvient pas à restaurer l'activité (KLUG, 1958).

2.1 d Conclusions

Malgré leur caractère un peu dispersé, les données actuelles paraissent bien indiquer que, ni les corpora allata, ni les corpora cardiaca n'interviennent directement dans les processus qui déterminent le caractère rythmique de l'activité. Quant au rôle plus particulier des corpora allata dans le maintien du niveau d'activité, il ne se trouve établi que pour une seule espèce, et il est vraisemblable qu'il s'agit là beaucoup plus de la conséquence d'une perturbation métabolique plus générale que d'un effet véritablement spécifique.

2.2 STRUCTURES NEURO-ENDOCRINES

I. Pars intercerebralis

Un examen du rôle possible des corpora cardiaca doit nécessairement être étendu à celui de la pars intercerebralis, puisqu'il est connu que cette structure évacue ses produits* par la voie des nerfs cérébro-cardiaques dans les corpora cardiaca. Ceux-ci

* Ceux du moins qui se présentent sous la forme de granules colorables par l'hématoxyline chromique ou la fuschine paralaldéhyde.

ne paraissant pas prendre part aux processus qui gouvernent l'activité rythmique, on pourrait dès lors s'attendre à ce que la pars intercerebralis ne soit pas davantage impliquée. En fait on verra qu'une telle conclusion ne se dégage pas clairement.

2.2 a Technique

v. Partie 1, 2.1 b (iii).

2.2 b Résultats

La destruction de la pars intercerebralis a porté sur 41 insectes (27 ephippiger, 13 biterrensis, 1 provincialis). Sur ce nombre, 34 individus ont été enregistrés, dont 30 jusqu'à leur mort, ce qui conduit à une somme de données qui permet déjà une évaluation de la vie postopératoire, tant pour les animaux chez qui la reprise d'activité a eu lieu que pour ceux qui sont demeurés inactifs (Tableau VI).

DUREE DE VIE POSTOPERATOIRE (jours)

		1-2	3-5	6-10	11-20	21-30	au-delà
NOMBRE D'INDIVIDUS	sans reprise d'activité	4	10	6	4	-	-
	avec reprise d'activité	-	1	-	3 +1:(12)	2 +1:(24)	2:(36)(52)

Tableau VI - Durée de vie après la destruction de la pars intercerebralis chez des sujets ayant ou non repris leur activité. Les valeurs entre parenthèses représentent le nombre de jours d'enregistrement pour des animaux encore vivants à la fin de l'expérience.

Dans la majorité des cas, la survie est donc suffisante pour que l'effet propre de l'opération puisse être bien distinct de celui de l'anesthésie ou d'un possible "choc opératoire".

Ainsi, une première constatation est-elle possible: 20 individus ayant eu une survie comprise entre 3 et 20 jours, cessent toute activité après l'intervention ; 10 autres (dont la vie postopératoire va de 3 à plus de 50 jours) reprennent rapidement une activité rythmique dans les diverses conditions auxquelles ils sont soumis (L D_n, L D_i, D D, L L). Nous les qualifierons d'individus "postactifs".

Il est certain que ces résultats ne sont objectivement appréciables qu'en fonction des données du contrôle histologique ; c'est pourquoi, lorsqu'il a pu être fait (20 individus sur 34), le dénombrement des cellules contenant des produits de neurosécrétion figure dans les Tableaux VII et VIII.

Chez l'Ephippigère, la pars intercerebralis est formée d'une quantité importante de cellules dont nous avons été amené à faire le dénombrement pour l'étude du possible caractère cyclique de leur activité neurosécrétoire (v. 2.2 a). Les valeurs obtenues à partir de l'examen de 35 cerveaux ont permis d'établir statistiquement qu'à $P = .05$, le nombre total moyen de cellules contenant des produits colorables par la fuschine paraldéhyde (v. Partie I : 2.4) est de 637 ± 45 , et que celui des cellules qui en renferment la plus forte proportion (catégorie III) est égal à $57 \pm 23^*$.

Nous disposons ainsi de deux normes qui permettent d'évaluer le pourcentage de destruction dans le cas où elle n'a pas été complète (Fig. 42). L'examen des Tableaux VII et VIII où est regroupé l'ensemble des résultats permet de constater que :

1. Il ne semble pas exister de rapport net entre le nombre de cellules détruites et la durée de la vie postopératoire.
2. 10 individus (durée de vie postopératoire comprise entre 3 et plus de 52 jours) sur 30 recouvrent un état actif

* Les cellules ont été classées, selon la densité des granules qu'elles contiennent, en trois catégories : I (faible ou nulle), II (moyenne), III (forte). Voir plus loin : 2.2 a.

TABLEAU VII - Colonne 1 : n° de l'insecte. Colonne 2 : espèce (E = ephippiger, B = biterrensis). Colonne 3 et 4 : une durée d'enregistrement plus longue que la vie postopératoire indique que l'animal a commencé d'être enregistré avant l'opération ; si le sujet était encore vivant à la fin de l'expérience, le > nombre exprimant sa durée de vie est précédé du signe . Colonne 5 à 8 : diverses conditions lumineuses postopératoires. Colonne 9 et 10 : le signe x indique un résultat tout à fait net, et ? un résultat plus incertain. Colonne 11 : la quantité d'activité est évaluée de façon approximative par rapport à ce qu'elle était avant l'opération ou chez des témoins ; l'activité de référence est prise égale à 10. Colonne 12, 13, 14 : nombre de cellules de chacune des trois catégories définies dans le texte. Colonne 15 : nombre total de cellules des trois catégories. Colonne 16 : % de cellules détruites. Colonne 17 : % de cellules détruites appartenant à la catégorie III.

Nota. Le caractère rythmique de l'activité, quand il est signalé, se rapporte évidemment aux conditions L D_n ou L D_i, qui, seules, permettent de l'apprécier de façon certaine.

TABEAU VII - INSECTES ACTIFS APRES INTERVENTION SUR LA PARS INTERCEREBRALLIS :
EFFETS SUR LE RYTHME ET LA QUANTITE D'ACTIVITE ;
DONNEES DU CONTROLE HISTOLOGIQUE

N°	Sp.	Durée Vie post- opér.	4	5	CONDITIONS LUMINEUSES			ACTIVITE		11	CONTROLE HISTOLOGIQUE						
					LD _n	LD _i	LL	DD	rythme	quantité	nombre de cellules						
											I	II	III	t = I+II+III	sur t	sur III	% destr.
6	E	>52	52		x	x		x	x	10/10	65	135	7	207	68	88	
10*	E	>24	23		x	x		x	x	9/10	25	19	1	45	93	98	
18	B	22	22		x				x	6/10							
19	B	11	11		x				x	5/10	105	2	0	107	83**	100	
26***	B	23	19		x				x	6/10	0	0	0	0	100	100	
29	E	17	18		x				x	1/10							
36	E	5	7		x				x	8/10	80	80	0	160	75	100	
37	B	>12	12		x	x			?	2/10							
39	B	>36	49		x	x	x		x	8/10							
40	B	13	49		x	x			x	2/10							

* v. Fig. 44

** L'insecte étant un biterrensis, la comparaison faite avec une norme établie pour ephippiger n'est donc qu'indicative.

*** v. Fig. 43

TABLEAU VIII - Dans ce tableau ne figurent que les résultats correspondant à ceux des animaux qui ont fait l'objet d'un contrôle histologique. Les individus inactifs pour lesquels l'importance de la destruction n'est pas connue sont néanmoins pris en compte dans le Tableau VII.

Mêmes légendes que dans le Tableau VII.

TABLEAU VIII - INSECTES SANS ACTIVITE APRES INTERVENTION

SUR LA PARS INTERCEREBRALIS ET AYANT FAIT L'OBJET

D'UN CONTROLE HISTOLOGIQUE

1 2 3 4 5 6 7 8 12 13 14 15 16 17

N°	Sp.	Durée (jours)		CONDITIONS LUMINEUSES				CONTROLE HISTOLOGIQUE					
		Vie post-opér.	Enregistrement	LD _n	LD _i	LL	DD	nombre de cellules				% destruction	
								I	II	III	t = I+II+III	sur t	sur III
1	E	1	1	x				0	0	0	0	100	100
2	E	2	2	x				25	9	0	34	95	100
7	E	2	2	x				6	10	0	16	97,5	100
8	E	1	1	x				55	84	11	150	76	81
9	E	1	1	x				41	18	0	59	91	100
21*	B	18	16	x				0	0	0	0	100	100
27	E	16	12	x				0	0	0	0	100	100
28*	E	39	36	x				0	0	0	0	100	100
33	E	7	3	x				0	0	0	0	100	100
34*	E	12	12	x				0	0	0	0	100	100

* Implantation d'un cerveau dans le courant de la période postopératoire.

après l'opération, avec une tendance plus ou moins marquée à la diminution de la quantité journalière d'activité ; pour 8 d'entre eux, il apparaît une périodicité de 24 h très nette, alors que chez les deux autres, l'activité est arythmique (Fig. 43 et 44).

3. Sur 7 sujets chez qui il n'a pas été trouvé de trace de produits colorés (n° 1, 21, 26, 27, 28, 33, 34), et dont 6 ont eu une survie supérieure à une semaine, un seul montre une restauration postopératoire de l'activité rythmique (n° 26), les 6 autres demeurant inactifs.
4. Le contrôle histologique des animaux postactifs montre que, dans 4 cas sur 5, il subsistait un certain contingent de cellules contenant des produits colorés.

Cette expérimentation a été complétée dans quelques cas par l'implantation abdominale d'un cerveau intact. Sept individus n'ayant pas repris leur activité après la destruction de la pars, ont reçu, soit un implant unique, soit deux implants à quelques jours d'intervalle. Aucune restauration de l'état actif ne s'est ensuivie de ce traitement.

2.2 c Discussion

Bien que le contrôle histologique n'ait pas été systématique (20/34), ces résultats fournissent pour le moins quelques indications sur l'importance de la pars intercerebralis dans l'expression rythmique de l'activité.

Il apparaît ainsi qu'une diminution considérable de l'effectif cellulaire, qui peut atteindre 93 % (n° 10), n'est pas une entrave à la reprise de l'activité sous sa forme rythmique. Par contre, le fait que, parmi les 7 individus chez qui il n'a pas été trouvé de trace de produits de neurosécrétion, un seul ait été postactif (n° 26), semble indiquer que la destruction complète de la pars intercerebralis est peu compatible avec la reprise de l'activité. Il est d'ailleurs inté-

ressant de remarquer que si l'élimination totale du tissu neurosécréteur a sans doute d'autres effets physiologiques, ils n'interdisent en tout cas pas une vie postopératoire qui peut dépasser 39 jours (n° 28).

L'idée se dégage donc que les cellules neurosécrétrices de la pars peuvent avoir une part dans les processus qui règlent la manifestation du phénomène global "activité rythmique". Toutefois, il n'apparaît pas clairement qu'elles aient une action particulière sur la nature rythmique du phénomène. En effet, sur les 10 individus postactifs, 8 ont repris à la fois activité et rythme, et les deux sujets chez qui une périodicité n'était pas apparente, ont aussi montré un très bas niveau d'activité (v. Tableau VII).

Un second point de la discussion de ces résultats concerne la valeur et le sens du critère adopté pour caractériser la destruction plus ou moins complète de la structure.

Compte tenu de sa situation qui en fait dans le tissu nerveux une enclave aux limites non visibles sur le vivant*, la pars intercerebralis ne peut être supprimée de façon aussi simple et aussi sûre que les corpora allata, par exemple. C'est pour-quoi, à une action chirurgicale qui laisse fonctionnels les tissus qu'elle épargne (et sans une intervention importante il est à peu près impossible d'extraire tout le massif cellulaire), nous avons préféré la destruction par électrocoagulation. Cette méthode, en effet, permet une ablation ponctuelle des tissus que touche l'électrode, mais aussi une désorganisation plus ou moins complète en profondeur de ce qui n'a pas été physiquement éliminé. L'examen histologique montre que, dans certains cas, des cellules que leur situation permet de considérer comme appartenant à la pars, présentent un cytoplasme totalement dépourvu de granules, et souvent aussi une forme atypique. L'objectif de l'opération étant l'élimination fonc-

* Chez certaines espèces, la pars se signale par une coloration plus blanche que le tissu nerveux ; dans quelques cas, les cellules sont en très petit nombre et forment ainsi un ou plusieurs amas localisables de façon précise. Tel n'est pas le cas chez l'Ephippigère.

tionnelle de la pars, nous avons considéré que, si elle était était bien évidemment effective lorsque toute la structure avait disparu, le même résultat était obtenu quand il ne subsistait que des cellules manifestement inactives. C'est donc dans ce sens qu'a été employé le mot destruction.

En réservant à la fin de ce chapitre la discussion sur la signification physiologique des images de l'activité neuro-sécrétrice que révèle l'histologie, on doit cependant noter ici une constatation tout à fait régulière. Dans tous les cas où des cellules épargnées par l'intervention contiennent encore des granules de neurosécrétion, celles qui en sont le plus densément chargées (catégorie III) sont toujours dans une proportion bien moindre que chez les témoins, quand elles ne sont pas totalement absentes. Cet état pourrait traduire une activité de synthèse et de libération assez intense pour que les produits formés ne puissent s'accumuler, mais, outre qu'un tel effet de stimulation déclenché par un agent destructeur est peu vraisemblable, il est rare que le trajet interne des nerfs cérébro-cardiaques soit coloré, ce qui témoigne d'un transit (donc en amont d'une formation) de produits faible ou nul. Ainsi, il semble bien que les cellules qui peuvent subsister après l'intervention n'ont plus qu'une activité neuro-sécrétrice ralentie.

Enfin, on doit retenir que toute intervention sur la pars, qu'elle soit faite par voie chirurgicale ou par électrocoagulation, est inévitablement traumatisante pour les tissus nerveux adjacents. Ainsi, on ne peut exclure que les réponses négatives observées (qu'il s'agisse de la mort rapide de l'individu ou de la non reprise de l'activité) puissent tenir pour une part à la désorganisation ou à la destruction d'une partie de l'architecture cérébrale.

2.2 d Les données actuelles

La connaissance que l'on peut avoir du rôle de la pars intercerebralis dans l'activité rythmique ne repose que sur les résultats contenus dans cinq publications dont deux seulement offrent des garanties méthodologiques sérieuses.

Les premières données figurent dans le travail d'EIDMANN (1956) sur Carausius morosus. Selon cet auteur, l'élimination de la pars entraîne la disparition du rythme en L D, sans modification de la quantité d'activité. Toutefois, sur ce point comme sur d'autres, les conclusions avancées par EIDMANN sont souvent peu convaincantes car il les fonde sur des enregistrements d'activité ne couvrant que les 24 h qui suivent l'opération.

KLUG (1958), étudiant Carabus nemoralis, signale que l'électrocoagulation de la pars conduit à une activité faible et arythmique, mais ce résultat ne s'accompagne ni de tracés actographiques ni de données quantitatives. ROBERTS (1966), enfin, prétend démontrer le rôle de la pars intercerebralis chez Periplaneta et Leucophaea par le fait qu'une bissection sagittale du cerveau (qui sépare donc la pars en deux) rend arythmiques 17 insectes sur 25, alors que cette même opération pratiquée dans un plan parasagittal (laissant par conséquent la pars intacte) n'affecte pas le rythme de 6 individus sur 6. Cependant, il est évident que les structures lésées et les voies interrompues dans le cerveau par ce type d'intervention rendent problématique l'interprétation de l'auteur.

Les résultats produits par BRADY (1967) apparaissent comme beaucoup plus consistants. Sur un lot de 37 Periplaneta americana enregistrées en D D après la microcautérisation de la pars, 16 individus ont une activité manifestement périodique (libre cours), 19 sont arythmiques et 2 meurent précocement.

Le contrôle histologique de 13 des sujets ayant recouvré un rythme d'activité montre que, chez 10 d'entre eux, 75 à 99 % des cellules avaient été effectivement détruites.

NISHIITSUTSUJI-UWO et al. (1967) apportent sur ce même matériel des données également intéressantes, puisque, procédant à la destruction chirurgicale de la pars sur 47 insectes maintenus en L D, ils notent que tous les individus sont post-actifs, 28 de façon rythmique et 19 sans rythme, le niveau d'activité étant égal ou supérieur à la normale.

L'examen histologique révèle que, si 3 sur 3 des arythmiques ne possédaient plus de cellules neurosécrétrices, il en demeurerait encore dans 11 cas sur 22 chez les sujets ayant recouvré leur rythme.

Le rôle de la pars dans l'activité rythmique peut théoriquement se révéler par une expérimentation complémentaire de la destruction : l'implantation de la structure. Les données sont ici extrêmement fragmentaires, et surtout relatives à des conditions disparates ; dans tous les cas, l'implant est formé du cerveau total et non de la pars isolée. Ainsi, EIDMANN (1956), après avoir noté que l'ablation du cerveau conduisait Carausius morosus à une activité arythmique, note que sa réimplantation ne modifie rien à cette situation ; pareillement, HARKER (1956) constate qu'un implant de cerveau ne restaure pas le rythme chez une Periplaneta décapitée ; KLUG (1958) signale enfin qu'un cerveau implanté à un Carabus nemoralis normal n'entraîne aucune modification de son rythme d'activité. Cette même expérimentation se révèle tout aussi inefficace chez l'Ephippigère (v. 2.1 b ii).

2.2 e Conclusions

En définitive, l'ensemble de ces résultats se présente d'une façon trop incertaine (qui tient pour une part à l'insuffisance des contrôles histologiques) pour qu'il soit possible

de définir de façon précise le rôle de la pars intercerebralis dans l'activité rythmique.

Ce qui paraît cependant se dégager, tant de nos propres résultats que de ceux d'autres auteurs, c'est que ce rôle, n'est en tout cas pas déterminant, car les exemples sont assez nombreux où une destruction totale ou quasi totale n'empêche pas la reprise de l'activité sous sa forme périodique normale.

II. Ganglion sous-oesophagien

Bien que, dans ce travail, le rôle du ganglion sous-oesophagien ait surtout été étudié d'une façon indirecte (v. Partie 3, Ch. 3, 2.3), il paraît cependant souhaitable de présenter une rapide revue des données acquises à propos de cette structure, afin de compléter le tableau des connaissances actuelles sur la participation endocrine et neuro-endocrine aux activités rythmiques.

Nous avons vu précédemment, en détaillant quelques-uns de ses résultats (v. 1.5 a), que HARKER avait conduit une expérimentation très complexe sur Periplaneta, qui l'amenait à conclure que le ganglion sous-oesophagien s'identifiait en définitive à l'"horloge interne".

Les bases expérimentales de ses conclusions peuvent être résumées ainsi :

- (i) Le rythme d'un individu peut être transmis, par implantation du ganglion sous-oesophagien à un autre individu qu'une décapitation a rendu arythmique ; le rythme ainsi induit se maintient pendant 2 à 4 jours, quelles que soient les conditions lumineuses. La parabiose "sujet rythmique-sujet arythmique" conduit aux mêmes résultats (1956).
- (ii) L'implantation d'un ganglion réfrigéré pendant une durée de quelques heures déphase d'autant le rythme acquis par le receveur. Le fait que ce déphasage ne se produise pas

pour toutes les durées de refroidissement et que, d'une façon générale, le début de l'activité induite soit en rapport avec l'heure de prélèvement du ganglion, implique l'existence d'un cycle de fonctionnement du ganglion sous-oesophagien (1960). (Voir détails en 1.5 a).

- (iii) Les points (i) et (ii) montrent que le ganglion sous-oesophagien exerce son action par voie hormonale. Des cauterisations localisées permettent de rapporter l'origine du phénomène à l'activité des cellules neurosécrétrices latéro-ventrales (1960).
- (iv) L'activité périodique de ces cellules (v. ii et iii) est elle-même sous la dépendance de produits issus des corpora cardiaca qui transitent jusqu'au ganglion sous-oesophagien par la voie des nerfs allato-cardiaques (1960) (v. 2.1 c).
- (v) L'ensemble de ces résultats est intégré dans une théorie (1959, 1960) qui fait dépendre la manifestation de l'activité périodique du jeu de deux systèmes oscillants couplés (v. 1.5 a).

Nous avons déjà signalé que, dans leur ensemble, ces résultats n'ont pas été confirmés par les auteurs qui ont entrepris de répéter l'expérimentation de HARKER. En reprenant les différents points, un certain nombre de comparaisons peuvent être faites :

- (i) CLOUDSLEY-THOMPSON (1953), ROBERTS (1966), BRADY (1967), expérimentant sur la même espèce que HARKER (Periplaneta americana) d'une part, NISHITSUTSUJI-UWO et PITTEDRIGH (1968), utilisant Leucophaea maderae, d'autre part, notent le très faible niveau d'activité, voire même la disparition de toute activité spontanée, chez les individus décapités. En ce qui concerne l'Ephippigère, la décapitation s'accompagne d'une complète atonie et de l'interruption totale de l'activité stridulatoire. Un ganglion sous-oesophagien provenant d'un donneur rythmique implanté à

des Periplaneta décapitées ne restaure pas un niveau plus élevé d'activité chez 29 sujets enregistrés en D D, dont 19 demeurent manifestement arythmiques, et dont 10 ont une activité dépourvue de périodicité apparente (BRADY). Pareillement, et sur cette même espèce, ROBERTS note que 19 individus enregistrés en L L, demeurent tous arythmiques après implantation et décapitation. Procédant à l'ablation du ganglion sous-oesophagien chez Romalea microptera, FINGERMAN et al. (1958) constatent la chute du niveau d'activité et l'abolition du rythme qui ne parvient pas à réinduire l'implantation de trois ganglions. KLUG (1958) conclut semblablement à propos de Carabus nemoralis.

Nous ajouterons que, chez Ephippiger, les différents essais d'implantation d'un ganglion faits sur un receveur arythmique (5 individus en D D ; 4 en L L) n'ont jamais été suivis de résultats dans lesquels on puisse distinguer un effet manifestement lié à l'intervention.

L'ensemble de ces données ne permet donc pas d'attribuer ganglion sous-oesophagien la capacité de transmettre, chez un receveur arythmique, le rythme du donneur.

- (ii) et (iii) L'expérience de destruction des îlots neurosécréteurs à la face ventrale du ganglion, qui ne faisait chez HARKER (1960) l'objet d'aucune relation détaillée, est reprise par BRADY : sur 20 individus survivant à l'opération, 11 montrent une activité incontestablement rythmique, 7 ont un rythme mal établi, et 2 sont arythmiques. Procédant à la même intervention chez 6 Leucophaea, NISHIITSUTSUJI-UWO et al. notent cependant que 2 seulement des opérés conservent leur rythme.

L'explication avancée par HARKER reposait sur l'hypothèse d'un fonctionnement périodique des cellules neurosécrétrices du ganglion sous-oesophagien, or, le contrôle

histologique (coloration par la fuschine paralaldéhyde) fait par BRADY (1967), ne révèle aucune variation périodique de la quantité de produits présents dans les diverses cellules. KLUG (1958), de son côté, note la même absence de rythmicité dans la neurosécrétion du ganglion sous-oesophagien de Carabus nemoralis. Par contre, CYMBOROWSKI et DUTKOWSKI (1970) observent chez Acheta domesticus une légère augmentation du pourcentage des cellules contenant des produits colorés à la fin du temps d'obscurité. De même, RAABE (1966) signale sommairement que, chez le Phasme Clitumnus extradentatus, les cellules du type "C" contiennent davantage de produits de neurosécrétion le jour que la nuit, les cellules du type "B₁" ne présentant pas une telle variation.

Ainsi, il semble bien que, si la nature périodique de la neurosécrétion du ganglion sous-oesophagien n'est aucunement établie chez Periplaneta, une telle rythmicité peut cependant exister chez d'autres espèces. (Pour l'examen plus général des activité neuro-endocrines circadiennes, v. 2.5 d, 2.5 e et, en Annexe, le Tableau 2).

- (iv) Enfin, en ce qui concerne le rôle des corpora cardiaca dans la manifestation rythmique de l'activité, nous rappellerons que ROBERTS (1966) aboutit à des résultats qui ne confirment pas ceux sur lesquels HARKER (1960) avait fondé ses conclusions (v. 2.1 c).

2.3 STRUCTURES NERVEUSES

Si une participation endocrine aux processus qui gouvernent la manifestation rythmique de l'activité n'est pas théoriquement nécessaire (et qu'ainsi, on peut aisément imaginer un modèle d'où les commandes hormonales seraient exclues), il est, par contre, évident que le système nerveux est obligatoirement impliqué dans des phénomènes rythmiques tels que la locomotion ou la stridulation (nécessité d'une commande nerveuse de la musculature).

Les données de l'électrophysiologie montrent que le système nerveux est à la fois structure d'intégration, de coordination et de transmission, et siège des schémas de comportement. En un mot, il est à l'origine de l'activité sous sa forme organisée et spécifique. Mais, ce n'est pas là l'aspect que considèrent essentiellement les études biorythmiques, qui cherchent à connaître les structures dans la part qu'elles prennent à la manifestation quantitative de l'activité et à la régulation de sa distribution temporelle, dans le rôle qu'elles peuvent jouer en tant qu'origine possible de la commande rythmique et que siège éventuel de l'oscillateur biologique.

Il est clair qu'à propos du système nerveux, ce sujet commence à peine d'être abordé avec une méthodologie sérieuse, celle de l'électrophysiologie. Des travaux préliminaires permettent toutefois de dégager quelques aspects très généraux du problème.

Pour notre part, nous avons surtout cherché, par des sections pratiquées à différents niveaux de la chaîne nerveuse, à définir l'intégrité minimale nécessaire au maintien de l'activité stridulatoire, sans d'ailleurs en contrôler systématiquement le caractère périodique.

L'étude de l'activité de l'Ephippigère sous l'angle de la participation des structures nerveuses sera reprise plus loin à propos de la stimulation électrique du cerveau (v. 2.4 c), et fera l'objet d'un plus large développement dans le chapitre suivant consacré à la photoréception.

2.3 a Technique

v. Partie 1, 2.1 b.

2.3 b Résultats

L'interruption des connectifs interganglionnaires a été faite, soit à un seul niveau, soit à deux niveaux (isolant ainsi un ou plusieurs ganglions) sur plus de 40 insectes. Les résultats (Fig. 45) en sont tout à fait homogènes, et il est ainsi

possible de donner comme règle que toute interruption de la chaîne nerveuse pratiquée en avant du troisième ganglion thoracique supprime l'activité stridulatoire spontanée. Pareillement, les mouvements de déplacements sont lents et mal coordonnés, voire totalement abolis. En ce qui concerne l'ablation du cerveau, elle entraîne, tout comme la décapitation (voir précédemment), la suspension de toute activité, tant stridulatoire que locomotrice. Par contre, les sections opérées en arrière de ce ganglion métathoracique n'interdisent pas la manifestation rythmique du chant spontané.

Bien qu'apparemment sans rapport direct avec l'aspect rythmique du phénomène, une constatation vaut d'être signalée. On sait que les Ephippigères, comme nombre d'autres Insectes, réagissent à toute stimulation contraignante (contact, capture, par exemple) par une émission sonore répétée qui présente les mêmes caractéristiques que la stridulation spontanée*. Or, si cette réaction disparaît lorsque la section passe entre les ganglions thoraciques 1 et 2 ou 2 et 3, ou encore lorsque le ganglion mésothoracique est isolé par une double section, elle se manifeste dans tous les autres cas, y compris lorsque la chaîne thoracique est interrompue en arrière du ganglion sous-oesophagien, ou encore après décapitation ou ablation du cerveau.

2.3 c Discussion

De l'ensemble de ces observations, divers points méritent d'être retenus.

L'importance du cerveau, dans l'activité stridulatoire spontanée, se révèle avec évidence puisque, tant la décérébration que la section des connectifs péri-oesophagiens (Fig. 45 - 1 et 2), la font disparaître. Par contre, rien dans ces résul-

* Dans la terminologie bioacoustique, ce dernier type d'émission est qualifié de "chant d'appel" ; il est en effet bien connu que le signal du mâle déclenche chez la femelle une taxie orientée en direction de la source sonore. La stridulation produite en réponse à une excitation extérieure, est désignée sous le nom de "cri de protestation" (Cf. DUMORTIER, 1964).

tats ne permet de reconnaître un rôle précis qu ganglion sous-oesophagien^{*}. Il est pareillement clair que, si une participation hormonale est impliquée dans le phénomène global "activité stridulatoire rythmique", celui-ci n'en requiert pas moins pour sa manifestation le maintien des liaisons nerveuses entre le cerveau et l'ensemble des trois ganglions thoraciques.

On peut à ce propos s'interroger sur le rôle que joue, dans l'acte stridulatoire, le ganglion métathoracique, puisqu'il apparaît que la rupture de sa liaison avec le mésothoracique interdit tout mouvement des élytres (Fig. 45-5). A défaut de données anatomiques précises, il faut supposer que, si le ganglion mésothoracique innerve bien les muscles élytraux (ce que l'on constate en sectionnant les racines nerveuses qui en sont issues), une partie de cette innervation est assurée par le ganglion métathoracique.

Cependant, la constatation la plus intéressante concerne sans doute les conditions dans lesquelles peut encore se manifester la stridulation provoquée. La Fig. 45 montre que la seule nécessité est finalement que soit conservée l'intégrité anatomique de la portion thoracique de la chaîne nerveuse. Ainsi, un individu dont la chaîne thoracique est isolée par une section préprothoracique et postmétathoracique (Fig. 45-8) stridule normalement en réponse à toute stimulation mécanique du thorax ou des pattes (cette même stimulation faite sur la tête ou l'abdomen est par contre inopérante). Il apparaît donc

* L'abolition de toute activité, tant stridulatoire que locomotrice, qui fait suite à la section des connectifs péri-oesophagiens, est en opposition manifeste avec les nombreux exemples que fournit la littérature, où la déconnexion cérébrale - libérant le ganglion sous-oesophagien de l'action modératrice du cerveau - entraîne, au contraire, une hyperactivité marquée. Encore qu'il n'y ait pas là une explication immédiate, nous devons signaler que les sections du collier péri-oesophagien ont été faites par la face avant et que, passant très près du tritocerebrum, il n'est pas exclu que cette région ait pu être lésée lors de l'opération.

que les schémas moteurs qui permettent la réalisation d'un acte aussi complexe que l'est le mouvement stridulatoire* sont effectivement présents dans les ganglions thoraciques. La stridulation provoquée ne différant de la stridulation spontanée ni dans l'allure du mouvement, ni dans les caractères que révèle l'analyse physique, on doit admettre que, dans l'un et l'autre cas, les mêmes muscles sont pareillement sollicités pour une action coordonnée semblable. Ainsi, peut-on considérer que c'est au niveau local des ganglions thoraciques (et plus particulièrement sans doute à celui du second ganglion) que se situe l'arrangement neuronique qui contient la "programmation" de l'acte stridulatoire, qu'il soit spontané ou provoqué. Pour que cet acte se réalise effectivement, une stimulation déclenchante est évidemment nécessaire. Dans le cas de la stridulation provoquée, il suffit d'un d'une excitation périphérique grossière, mais la stridulation spontanée requiert, par contre, une commande plus subtile que délivre normalement le cerveau. Si le ganglion sous-oesophagien participe aussi à la composition de ce message moteur, il apparaît en tout cas que son rôle, pour être tenu, nécessite que soit maintenue la liaison avec le cerveau.

De tels résultats, il convient de le souligner à nouveau, n'éclairent que la seule question de la localisation d'un "centre de stridulation", mais laissent évidemment entier le problème de la commande rythmique d'un tel centre. Ces observations, inédites, faites en 1956 et 1957, devaient recevoir douze ans plus tard une sérieuse confirmation à l'occasion

* Cette complexité tient à ce que les deux élytres doivent, après s'être soulevés du notum, s'écarter, puis, dans un mouvement de fermeture synchrone, s'affronter en deux régions précises (pars stridens et plectrum), avec une force et une vitesse définies, et selon une incidence dont dépend le caractère spécifique des divers paramètres qui définissent le signal sonore. Chez le Grillon, HUBER (1960) a établi que 13 paires de muscles participaient en synergie à la stridulation.

d'une étude de OTTO (1968) sur le déclenchement de la stridulation chez le Grillon par stimulation électrique (v. ci-après : iv, in fine).

2.3 d Les données actuelles

Nous considérerons séparément celles qui concernent l'activité locomotrice et celles qui se rapportent à l'activité stridulatoire.

(i) Activité locomotrice

Les données relatives au rôle du système nerveux dans l'activité locomotrice ne reposent que sur un très petit nombre de travaux dont la qualité est assez inégale et les résultats parfois contradictoires. Il existe toutefois un point sur lequel s'établit l'accord : tous les auteurs (hormis HARKER) signalent la quasi abolition de l'activité qui fait suite à la décapitation (v. précédemment). Par contre, FINGERMAN et al. (1958) rapportent que l'ablation du cerveau laisse inchangé le rythme d'activité de Romalea microptera, alors qu'EIDMANN (1956) signale qu'après cette même opération l'activité de Carausius morosus devient arythmique.

ROBERTS (1966) pratiquant sur Periplaneta et sur Leucophaea une bissection sagittale complète du cerveau, observe la disparition du rythme, tout comme AZARIAN et TYSCHENKO (1969) qui opèrent sur Acheta domesticus. Toutefois, la coupe passant par un plan parasagittal n'empêche pas le maintien de la rythmicité chez les Blattes. Pareillement, la destruction symétrique des lobes du protocerebrum (globuli des corps pédonculés ?) s'accompagne d'une activité arythmique, tant chez Acheta (AZARIAN et TYSCHENKO) que chez Leucophaea maderae (NISHIITSUTSUJI-UWO et PITTENDRIGH, 1968).

On doit convenir que ce type d'opération conduit finalement à des résultats peu exploitables, faute de préci-

sions anatomiques sur les structures cérébrales effectivement touchées. Aussi, plutôt que de poursuivre une inutile énumération, paraît-il préférable de considérer les conséquences d'un autre type d'intervention qui, pour manquer de subtilité opératoire, n'en a pas moins l'avantage de conduire à des situations expérimentales dépourvues d'ambiguïté : les sections de la chaîne ventrale.

Après avoir constaté que les sections pratiquées dans la portion abdominale de la chaîne nerveuse ne modifiaient ni le rythme ni l'activité de Leucophaea maderae, NISHIITSUTSUJI-UWO et PITTENDRIGH (1968) notent que l'effet de l'intervention, lorsqu'elle porte sur la portion thoracique, paraît d'autant plus marqué qu'elle est plus proche du cerveau : ainsi, la section entre les ganglions méta et mésothoraciques laissent rythmiques 4 individus sur 6, entre méso et prothoraciques 2 sur 6, enfin l'interruption de la liaison avec le ganglion sous-oesophagien rend arythmiques et à peu près inactifs 8 individus sur 8. Nous rappellerons que nous n'avons pas observé une telle gradation des résultats chez Ephippiger où toute section faite antérieurement au ganglion métathoracique abolit l'activité locomotrice et stridulatoire. Selon les mêmes auteurs, la section du collier péri-oesophagien ne modifie pas le rythme d'activité de 5 insectes sur 6. Cependant, on notera, qu'à l'opposé, BRADY (1967) observe que cette opération s'accompagne de la disparition du rythme (4 insectes sur 4) et d'une forte hyperactivité pendant les premiers jours (on se souvient que chez Ephippiger ce niveau de section est de ceux qui abolissent toute forme d'activité).

Nous signalerons enfin, pour en terminer avec les interventions globales, que cette technique a conduit NISHIITSUTSUJI-UWO et PITTENDRIGH à situer dans les lobes optiques le siège de la commande rythmique de l'activité.

Le détail de leur argumentation sera exposé dans le chapitre suivant, consacré à l'étude des structures photo-réceptrices.

Il est manifeste qu'il manque dans cet ensemble de résultats ceux qu'auraient pu fournir l'étude de l'activité électrique spontanée du système nerveux considérée sous l'angle de sa distribution temporelle. Les seules données dont on dispose à ce sujet résultent d'une courte note d'AZARIAN et TYSCHENKO (1969) où il apparaît que, chez Acheta domesticus, la fréquence des potentiels recueillis dans des régions du protocerebrum situées de part et d'autre du plan sagittal (corps pédonculés ?) présente une variation synchronisée sur le cycle L D (L D 4 : 20, 12 : 12, 18 : 6). Ayant d'autre part constaté que la destruction de ces mêmes régions abolissait le rythme (v. précédemment), les auteurs concluent - d'une façon un peu prématurée - qu'elles constituent l'oscillateur, et qu'ainsi, la commande rythmique de l'activité locomotrice a son origine dans le cerveau.

(ii) Activité stridulatoire

Les travaux visant à établir des relations causales entre l'organisation nerveuse et l'activité stridulatoire méritent une place à part, du fait de la nature de l'activité considérée, mais plus encore parce qu'ils font appel à des méthodes d'investigation incomparablement plus fines et plus précises que celles auxquelles il a généralement été recouru dans l'étude des activités locomotrices.

En ce domaine, l'apport de HUBER constitue l'essentiel de nos connaissances. Procédant à des sections échelonnées de la chaîne nerveuse chez Gryllus campestris, il note que la stridulation spontanée* disparaît si la liai-

* Le répertoire sonore des Gryllides est plus complexe que celui des Tetragonioïdes (Ephippiger, par exemple), puisque, au chant d'appel (stridula-

son est interrompue entre le cerveau et le ganglion sous-oesophagien (section des connectifs péri-oesophagiens), entre le ganglion sous-oesophagien et le ganglion prothoracique, ainsi qu'entre ce dernier et le ganglion mésothoracique. Ces observations recoupent donc celles que nous avons faites. Toutefois, et contrairement à ce qu'il en est avec *Ephippiger*, il apparaît que chez le Grillon, la rupture de la chaîne en avant du ganglion métathoracique n'abolit pas l'activité stridulatoire (1963).

Cependant, c'est la stimulation électrique du ganglion mésothoracique qui conduit aux résultats les plus intéressants. HUBER (1960) montre en effet que l'excitation de la neuropile centrale déclenche le mouvement stridulatoire des élytres, mais le son produit, très faible, est sans ressemblance avec la stridulation normale. Ainsi, il semble que si le second ganglion thoracique est capable de coordonner le mouvement stridulatoire des élytres, il ne peut cependant le faire d'une manière telle que soient conservées les caractéristiques physiques d'une stridulation typique. Par une série de destructions ponctuelles opérées dans le cerveau, HUBER est conduit à situer au niveau de certaines parties de ce centre l'origine des impulsions qui sollicitent les structures de coordination du ganglion mésothoracique. Plus précisément, les corps pédonculés et le corps central paraissent avoir un rôle fondamental dans cette activité de commande centrale.

Ces travaux ont trouvé un large développement dans un autre aspect de l'expérimentation, la stimulation élec-

(Suite de la note de la p.112)

tion spontanée) s'ajoutent le chant de cour et le chant de rivalité ; par contre, la stridulation provoquée, telle que nous l'avons définie plus haut, n'existe pas chez les Grillons. De manière à permettre la comparaison entre *Gryllus* et *Ephippiger*, nous ne considérerons les conséquences des diverses interventions que sur la seule stridulation spontanée.

trique localisée du cerveau (v. 2.4).

Nous rappellerons ici que les expériences de section de la chaîne nerveuse faites chez Ephippiger nous ont amené à admettre que les ganglions thoraciques devaient contenir tous les schémas moteurs permettant l'acte stridulatoire complet, sans que soit requise la participation du cerveau. Si les résultats de HUBER ne confirment qu'en partie cette conclusion, ceux récemment publiés par OTTO (1968) lui apportent, par contre, une assise plus solide. Cet auteur montre en effet que, sur des Gryllus campestris privés de cerveau et de ganglion oesophagien, une stimulation électrique faite au niveau des connectifs antérieurs du ganglion prothoracique est capable de déclencher et d'entretenir une stridulation présentant tous les caractères qui la définissent dans les conditions normales.

Il se trouve donc bien établi, tant chez Ephippiger que chez Gryllus, que les schémas moteurs de l'acte stridulatoire sont présents au niveau des ganglions thoraciques.

2.3 e Conclusions

Les données expérimentales relatives au rôle du système nerveux dans l'activité rythmique montrent qu'il existe une nette dissociation fonctionnelle et anatomique dans le déterminisme des composantes "activité" et "rythme" qui forment le phénomène global "activité rythmique". Il apparaît ainsi qu'un centre unique de commande du phénomène global n'existe pas, mais que, (i) une structure de coordination située dans les ganglions thoraciques, (ii) reçoit des centres céphaliques les ordres qui déclenchent spécifiquement son fonctionnement.

Les résultats obtenus sur l'Ephippigère, rapprochés de ceux acquis dans l'étude de la stimulation électrique de la stri-

dulation chez le Grillon, donnent à ce schéma un caractère tout à fait cohérent.

Transposées sur le plan électrophysiologique, ces conclusions sont susceptibles d'un nouveau développement, qui fait l'objet du chapitre suivant.

B - ACTIVITE PERIODIQUE DES STRUCTURES

2.4 STIMULATION ELECTRIQUE DU CERVEAU

2.4 a Intérêt pour la compréhension du déterminisme de l'activité périodique

(i) Hypothèse générale.

Nous sommes parvenus, dans ce qui précède, à la conclusion que, si les schémas moteurs de l'acte stridulatoire paraissent bien être contenus dans les ganglions thoraciques, leur mise en oeuvre nécessite cependant une commande qui se trouve normalement délivrée par le cerveau.

Au-delà du cadre des problèmes neurophysiologiques, ces données sont aussi à considérer sur le plan de la biorythmicité. En effet, le fait que l'activité stridulatoire résulte d'une commande provenant d'un centre supérieur (cerveau) agissant sur une organisation subordonnée (ganglions thoraciques) implique que la distribution temporelle du phénomène soit "décidée" à l'un ou à l'autre de ces niveaux. L'alternative est donc la suivante : (i) ou le centre de commande cérébral fonctionne de façon périodique et impose son propre rythme de 24 h à l'effecteur thoracique, (ii) ou, au contraire, ce dernier présente une variation cyclique de réceptivité aux ordres moteurs pro-

venant en permanence du cerveau^{*}. C'est la possibilité de vérifier expérimentalement la valeur de la première de ces deux éventualités que nous avons recherchée ici, en procédant à la stimulation électrique ponctuelle des ganglions cérébroïdes.

(ii) Portée du résultat théorique.

L'hypothèse de travail est donc double, puisqu'elle amène, d'une part, à admettre l'existence d'une localisation cérébrale ("centre de chant") où prendrait naissance la commande nerveuse, puisqu'elle conduit, d'autre part, à supposer que ce "locus" pourrait présenter un seuil de stimulation variable dans la période de 24 h.

En ce qui concerne le premier point, on peut, au départ, considérer que les remarquables travaux de HUBER sur Gryllus campestris et Gomphocerus rufus, fournissent de quoi en accréditer la vraisemblance. Le second point, par contre, est une inconnue, car il ne paraît pas que l'on ait jamais noté (et sans doute recherché) chez l'Insecte la possibilité d'une variation temporelle du seuil d'excitation électrophysiologique du système nerveux. Quoi qu'il en soit, on conçoit qu'un résultat positif dans ce domaine présenterait un intérêt tout particulier pour la compréhension du déterminisme des phénomènes bio-rythmiques.

En effet, une différence en fonction du temps dans le niveau de stimulation nécessaire pour entraîner une certaine région cérébrale à produire des influx moteurs, signifierait que cette région est, à la fois, le lieu où sont "programmés" les schémas de l'activité considérée

* Ces deux possibilités sont partiellement illustrées par des résultats expérimentaux : variation dans la période de 24 h de l'activité électrique spontanée du protocerebrum chez Acheta domesticus (AZARIAN et TYSCHENKO, 1969) ; rythme de 24 h de la sensibilité de l'oeil de Dytiscus à un stimulus lumineux (JAHN et CRESCITELLI, 1940 ; JAHN et WULFF, 1943). V. Tableau 2, en Annexe.

et l'endroit où se règle la répartition temporelle de la commande nerveuse. En un mot, une telle région représenterait l'horloge interne.

2.4 b Technique

Ce type d'étude impose, d'une part, que l'animal soit laissé libre de ses mouvements, tant lors de la stimulation que pendant les temps de repos, d'autre part, que la stimulation puisse être faite à un moment quelconque, sans manipulations contraignantes. Ces conditions ne sont réalisées que si le sujet est porteur d'électrodes mises en place à demeure. Cette préparation chronique est une technique très courante en neurophysiologie des Vertébrés, qui paraît avoir été encore peu employée chez les Insectes (cf. FRASER ROWELL, 1963 ; SWIHART et BAUST, 1965). Le détail de sa réalisation est donné dans la Partie I : 2.3, Fig. 11.

2.4 c Résultats

Sur un ensemble de 28 insectes (provincialis principalement) porteurs d'électrodes chroniques, 21 ont eu une vie post-opératoire suffisante pour que puisse être précisée la nature de leur réponse aux différents paramètres de la stimulation. Le plus souvent, l'électrode active avait été implantée dans la moitié supérieure du protocerebrum, soit dans le plan sagittal, soit plus ou moins latéralement.

Selon les points de stimulation, divers types de comportement ont ainsi pu être déclenchés de façon suivie : augmentation de l'ampleur des mouvements respiratoires, locomotion, nettoyage des antennes et des pattes, mouvements de mastication, etc. Dans la majorité des cas, les valeurs liminaires se situaient, pour la fréquence, entre 10 et 30 périodes, et entre 1 et 20 μ A pour l'intensité. Ces réponses sont de même nature que celles obtenues par FRASER ROWELL (1963) chez Schistocerca gregaria pour des courants de stimulation de grandeur comparable.

Toutefois, l'objet de cette recherche n'étant ni la localisation de régions représentant les centres de commande de ces divers comportement, ni la détermination des paramètres du courant propres à en provoquer la manifestation, il ne paraît pas utile de développer davantage les résultats obtenus. Nous signalerons cependant que, chez un individu porteur d'une électrode dans le haut du corps pédonculé droit, il a été noté, lors d'un test d'une heure, de nombreuses stridulations accompagnant ou suivant des stimulations faites avec un courant de 3 à 10 μ A, à des fréquences de 20 et 40 périodes. Néanmoins, cette unique observation ne peut être valablement prise en considération du fait que le stimulus et la "réponse" ne présentaient pas de relations chronologiques stables. La stimulation de ce même individu, répétée les jours suivants, n'a d'ailleurs permis d'observer que des mouvements banals de nettoyage ou de déplacement.

2.4 d Conclusions

Compte tenu de l'objectif fixé, aucune conclusion positive ne peut donc être tirée de cette expérimentation. On doit toutefois retenir que ce résultat, si on l'analyse plus précisément, paraît assez explicable.

HUBER (1960), en effet, est parvenu à préciser sur une carte du cerveau de Gryllus campestris, l'emplacement de 38 points dont la stimulation donne naissance à des réponses stridulatoires de divers types. Sur ce nombre, 12 points seulement (situés dans la base et le rameau antérieur des corps pédonculés) concernent le chant d'appel. Si l'on précise que ce résultat a été acquis à partir d'un total de 143 implantations contrôlées histologiquement, il apparaît que les "loci" responsables de ce dernier type d'émission sonore n'ont été atteints que dans 8,4 % des cas. Ainsi, en admettant que chez l'Ephippigère existe une semblable topographie, un ensemble de 21 essais ne pouvait donner qu'une chance inférieure à 2/21

de toucher un point de déclenchement de la stridulation d'appel.

Dans ces conditions, il semble que le caractère négatif des résultats d'une première tentative de vérification expérimentale, ne soit pas de nature à mettre en cause l'intérêt d'une voie d'étude nouvelle, dont nous avons tenté de montrer en commençant comment elle pourrait théoriquement conduire à une compréhension des bases profondes de la biorythmicité.

2.5 NEUROSECRETION DE LA PARS INTERCEREBRALIS

Bien que l'on ne possède pas de démonstration expérimentale réellement probante du rôle de la pars intercerebralis dans le déterminisme des rythmes d'activité (v. 2.2), la recherche des possibles variations de son activité dans le temps se justifie cependant, ne serait-ce que parce qu'elle constitue un abord nouveau du problème et qu'elle peut aussi conduire à un élargissement du concept de rythmicité biologique.

2.5 a Considérations générales

Considérée dans le temps, une activité organique comme celle de la pars intercerebralis est un phénomène dynamique dont on se propose d'apprécier l'évolution au moyen d'une méthode statique : l'examen de la suite d'images "instantanées" que constituent les coupes sériées de la structure figée dans une certaine phase de son activité. Pour reconstituer de cette manière la marche du processus, il est nécessaire que deux conditions soient remplies : (i) le produit élaboré par la cellule doit être rendu visible, (ii) les images observées doivent donner une indication sur le sens de déroulement du phénomène.

(i) Divers types de coloration permettent une mise en évidence élective des granules de neurosécrétion. Nous avons utilisé exclusivement la fuschine paralaldéhyde

de GOMORI (formule de GABE, 1953) qui colore les neuro-sécrétions contenues dans la pars en violet intense ; le cheminement des produits formés est pareillement révélé dans le trajet interne des nerfs cérébro-cardiaques, ainsi que leur accumulation dans les corpora cardiaca.

- (ii) Les différences d'affinités tinctoriales des cellules de la pars ont amené, sur divers exemples, la description de plusieurs types cellulaires : A, B, C et D, parfois subdivisés en sous-types, A₁, A₂, A₃, B₁, B₂ (DELPHIN, 1963). En fait, il semble bien, au moins chez quelques espèces, qu'il puisse s'agir de cellules de même nature que la fixation a saisies, et la coloration révélées, dans des états d'activité différents. Tel est, par exemple, le cas des cellules A et B de Locusta, dont GIRARDIE (1967) a expérimentalement démontré l'identité, les types cellulaires se ramenant dans ce cas à A et B confondus, et à C.

Sans avoir cherché à faire ici un travail de typologie cellulaire, il nous semble qu'en ce qui concerne ephigiger, les cellules les plus densément chargées (que nous désignerons sous l'appellation de cellules de "catégorie III") pourraient appartenir au type A des auteurs. Les catégories II et I, qui ne renferment que peu ou pas de neurosécrétions, représentent donc, soit des stades de fonctionnement des cellules de catégorie III, soit des cellules d'un autre type. En fait, la distinction n'est pas indispensable dans le cas présent, puisque c'est le rapport du nombre des cellules de catégorie III sur le nombre total des cellules composant la pars qui est considéré.

A partir du moment où un témoignage en est décelable, il devient possible de suivre le déroulement de l'activité cellulaire, d'après les images histologiques. On admet en général que la présence dans le cytoplasme d'une forte

quantité de granules colorés correspond à une phase d'accumulation faisant elle-même suite à une phase de synthèse. Inversement, la faible densité - voire l'absence - de neurosécrétat indique une activité de libération des produits formés. Le rapport "cellules fortement chargées/ nombre total de cellules" est donc indicatif de l'activité de la structure : une valeur faible traduit une prédominance de l'élimination sur la formation, alors que l'activité de synthèse et d'accumulation est révélée par l'augmentation du rapport. Cette interprétation trouve sa confirmation dans le résultat des dosages biologiques faits par MOTHES (1960) sur les neuro-hormones C_1 et D_1 de Carausius morosus. Il apparaît, en effet, qu'à une forte proportion de ces produits dans le cerveau, correspond au même moment un taux faible dans l'hémolymphe, et inversement.

La traduction physiologique de l'image que fournit l'histologie pose encore un autre problème, celui de la nature des produits "visualisés" par le colorant. On s'accorde aujourd'hui pour considérer que les éléments figurés observés sont des protéines qui servent de transporteur à l'hormone, et non l'hormone elle-même (SCHARRER et SCHARRER, 1954 ; ARVY et GABE, 1962 ; NOVAK, 1966, etc.). De ce fait, l'interprétation des données histologiques doit être faite avec prudence, car il n'existe guère de critère du moment où, l'hormone s'étant détachée de la molécule protéique, celle-ci n'est plus qu'un véhicule vide. Cette difficulté ne se présente pas ici, puisque la neurosécrétion n'est considérée qu'au niveau de la cellule où elle prend naissance.

2.5 b Technique

Six prélèvements, chacun formé d'un lot de six têtes, ont été faits de 4 h en 4 h sur une durée de 24 h. Les 36 insectes (ephippiger ♂), pris sans considération de leur âge, prove-

naient d'un stock gardé en conditions nycthémerales naturelles (v. Partie 1, 1.1 c). Les diverses opérations histologiques (v. Partie 1, 2.4) ont été conduites de façon rigoureusement identique pour chacun des lots.

2.5 c Résultats

Le Tableau IX et les Fig. 46-A et B donnent l'ensemble des résultats auxquels ont conduit le dénombrement des cellules de la pars intercerebralis en fonction de l'heure du prélèvement. Le rapport entre le nombre des cellules les plus chargées en neurosécrétions et le nombre total des cellules de la pars, présente ses valeurs les plus fortes pour les prélèvements faits à 10 h et à 14 h, c'est-à-dire pendant la première moitié du temps de lumière qui correspond aussi au maximum d'activité stridulatoire de l'insecte. Les valeurs les plus faibles de ce même rapport se situent à 2 h et 6 h, soit au cours de la seconde partie du temps d'obscurité où se place le début de l'activité. Le passage entre ces valeurs fortes et faibles se fait par deux paliers (18 h et 22 h) caractérisés par des valeurs intermédiaires. L'étroitesse des intervalles de confiance et le test de comparaison des données deux à deux (χ^2) paraissent confirmer le caractère fluctuant que prend l'activité neurosécrétrice au cours de la période de 24 h.

C'est sur la base de données très comparables que divers auteurs ont décrit un rythme de 24 h dans le fonctionnement (présence de neurosécrétions, protéosynthèse, diamètre des noyaux) des cellules de la pars de plusieurs insectes. En limitant ici l'analyse, nous pourrions conclure que le phénomène est pareillement périodique chez ephippiger. En fait, un examen plus approfondi des résultats n'autorise pas une telle interprétation.

HEURE	CELLULES DE CATEGORIE III			ENSEMBLE DES CELLU- LES DE LA PARS INTERCEREBRALIS (N)			$\frac{A}{N} \times 100 =$ % cell. cat. III (interv. conf.95%)	χ^2
	(A)			(N)				
	T	m	e	T	m	e		
2 h	197	32,8	18,2	4 074	679,0	66,8	4,8 $\pm$ 0,7	non signif. signif. à P=.01 signif. à P=.05 signif. à P=.01 signif. à P=.05 signif. à P=.01
6 H	179	35,8	29,7	3 310	662,0	17,4	5,4 $\pm$ 0,8	
10 h	566	94,3	47,8	4 510	751,7	58,0	12,5 $\pm$ 0,9	
14 h	446	74,3	22,8	3 119	519,8	41,2	14,3 $\pm$ 1,2	
18 h	288	48,0	15,4	3 791	631,8	44,6	7,6 $\pm$ 0,8	
22 h	315	52,5	22,9	3 510	585,0	38,7	9,0 $\pm$ 0,9	

Tableau IX - Variation de l'activité neurosécrétoire de la pars intercerebralis d'ephippiger dans la période de 24 h ; e : erreur-type; m : moyenne ; T : total.

2.5 d Discussion

Dans le cas particulier de la présente étude, comme dans celui de toutes celles qui concernent les activités physiologiques périodiques, la critique peut porter sur deux plans : celui de la méthodologie, et celui de la valeur des résultats pour la compréhension du phénomène biorythmique global. Ce dernier point sera examiné dans les conclusions générales (v. in fine), et nous ne considérerons pour le moment que le problème méthodologique sous son double aspect, statistique et fondamental.

(i) L'analyse statistique des résultats.

Dans de nombreux cas, lorsqu'un résultat est exprimé sous forme d'une fréquence $\frac{A}{N} = F$, l'échantillon d'effectif N est réputé homogène, et l'évaluation de la fréquence f_1, f_2, f_3 de sous-échantillons d'effectifs n_1, n_2, n_3 , serait sans intérêt. Ici, au contraire, ce sont ces échantillons partiels (les six pars composant chaque lot) qui sont connus, l'échantillon global (le lot) n'ayant qu'une réalité arithmétique. Or, si l'on ne fait porter le calcul statistique que sur l'échantillon global (moyenne des cellules dénombrées dans les six pars formant chaque lot), on masque du même coup la dispersion des valeurs de f pour les échantillons partiels*. Il est évident que l'interprétation des résultats risque de s'en trouver gravement faussée : la comparaison des Fig. 46-A et B est éloquente à ce sujet. Dans l'une, les intervalles de confiance sont calculés sur la moyenne de l'échantillon global, dans l'autre, au contraire, on a pris en considération, dans une analyse de variance, les six valeurs individuelles de chacun des lots.

La conclusion à laquelle conduit le premier mode d'analyse ne peut donc être retenue : même si l'on note une certaine différence entre les lots prélevés à 2 h et 6 h, d'une part, et les suivants, d'autre part, l'existence de variations significatives dans l'activité de la pars au cours de la période de 24 h n'est pas démontrée chez ephippiger.

* La forte variabilité du nombre des cellules de la catégorie III à l'intérieur d'un même lot (voir valeur de l'erreur-type) peut tenir au fait que les insectes employés n'étaient pas d'âge connu. Si les données manquent sur l'évolution du fonctionnement de la pars en fonction du vieillissement de l'insecte, on retiendra cependant que BROUSSE-GAURY (1968) a observé chez Periplaneta americana de fortes fluctuations du nombre des cellules chargées de neurosécrétions selon l'âge imaginal des sujets.

C'est donc a priori avec la même réserve qu'il convient d'accueillir les quelques résultats qui, sur la base d'une analyse statistique insuffisante - voire en l'absence de tout contrôle statistique - sont présentés comme démonstration du caractère périodique de l'activité de la pars intercerebralis chez d'autres insectes.

(ii) Le principe de la méthode.

Une critique plus fondamentale peut encore être faite à propos de la méthodologie suivie dans ce type d'étude.

Dans la grande majorité des cas, en effet, on a conclu au caractère rythmique de la variation d'une grandeur physiologique (v. exemples dans le Tableau 2, en Annexe) sur le fait que des mesures couvrant une unique période de 24 h faisaient apparaître une non-linéarité dans le déroulement du phénomène. S'il est vrai qu'une seule période est nécessaire et suffisante pour décrire mathématiquement une fonction sinusoïdale, un temps d'observation aussi restreint ne permet rien de tel lorsqu'il s'agit d'un phénomène biologique dont on désire tout à la fois savoir s'il est périodique, et, le cas échéant, mesurer la période. Dans le meilleur des cas, la seule conclusion possible est que l'amplitude du phénomène considéré a montré une fluctuation dans le temps qu'a duré l'observation. En effet, les données acquises sur une durée égale à la période supposée ne contiennent fondamentalement aucune information de périodicité lorsqu'elles concernent un phénomène dont la régularité de distribution temporelle est, non seulement inconnue, mais encore hypothétique. Si l'on ne s'autorise à conclure à la réalité d'un rythme d'activité locomotrice qu'après des jours, voire des semaines, d'enregistrement, on ne voit aucune raison pour qu'une semblable répétition de l'expérience ne soit pas requise dès lors qu'il s'agit

de l'étude d'une activité physiologique*.

On peut cependant admettre qu'il y a une certaine présomption en faveur de l'existence d'un rythme :

1. lorsque, dans le cas d'une activité ou un même sujet ne permet qu'une seule mesure (l'examen oblige à sacrifier l'animal), l'homogénéité de l'échantillonnage est statistiquement établi pour chacun des points de la courbe ;
2. lorsque, l'activité considérée autorisant une mesure continue (consommation de O_2 , par exemple), les courbes obtenues sur plusieurs sujets se superposent de façon satisfaisante ;
3. enfin, la présomption devient une quasi certitude si l'on peut établir que la relation de phase entre l'activité considérée et le cycle L D se maintient lorsque ce dernier est expérimentalement déphasé.

2.5 e Les données actuelles

L'étude de l'activité périodique de la pars intercerebralis a été faite, soit à partir de l'examen de la teneur des cellules en neurosécrétions, soit en considérant d'autres témoignages de l'activité cellulaire, tels le diamètre des noyaux, la protéosynthèse ou la synthèse de l'ARN. L'ensemble de ces données figure en Annexe, dans le Tableau 2, avec d'autres résultats concernant les divers rythmes physiologiques connus.

* En fait, des raisons "humaines" existent : d'une part, la difficulté de réunir les conditions matérielles permettant de répéter pendant une longue durée une opération qui nécessite, de jour comme de nuit, des manipulations nombreuses ; d'autre part, l'importance du travail histologique ultérieur, et surtout la longueur du dépouillement (chez ephippiger, par exemple, l'expérience a nécessité le comptage de près de 23 000 cellules ; faite sur Schistocerca, la même étude aurait conduit à en dénombrer plus de 70 000).

(i) Neurosécrétion.

Le travail initial en ce domaine est celui de KLUG (1958) sur Carabus nemoralis. Dans l'exemple donné (qui paraît se rapporter à un seul individu), le pourcentage de cellules chargées de neurosécrétions montre un net maximum qui se superpose au temps de lumière. RENSING (1964), évaluant par absorption spectrophotométrique le rapport entre la densité optique des produits colorés autour du noyau et au départ de l'axone, conclut, pour l'imagio de Drosophila melanogaster élevé en L D 12 : 12, à l'existence d'un rythme de 24 h présentant deux maxima (passages L → D et D → L), ce qui correspond en définitive à une période de 12 h (pas de contrôle statistique). CYMBOROWSKI et DUTKOWSKI (1970) donnent, pour Acheta domesticus, une courbe du pourcentage des cellules contenant des neurosécrétions au cours de la période de 24 h qui présente son maximum au passage L → D (pas de contrôle statistique). Enfin, MOTHES (1960) établit par un dosage biologique que, chez Carausius morosus, la formation des neuro-hormones C₁ et D₁ dans le cerveau, présente un net caractère périodique synchronisé sur le cycle L D.

(ii) Autres mesures de l'activité de la pars intercerebralis.

L'étude autoradiographique de la synthèse de l'ARN et de la protéosynthèse dans les cellules de la pars d'Acheta domesticus fait apparaître qu'en L D 12 : 12, ces deux activités offrent de sensibles variations durant la période de 24 h : chacune, en effet, présente un maximum, la première au début, la seconde à la fin du temps de lumière (CYMBOROWSKI et DUTKOWSKI, 1969, 1970). De leur côté, RENSING (1964) et RENSING et al. (1965), ont montré qu'au cours d'un cycle L D 12 : 12, la taille des noyaux de la pars de Drosophila passe par deux maxima (fin de D et fin de L), qui se retrouvent tant chez l'adulte que chez

la larve. Une telle oscillation est, par contre, très peu évidente dans les résultats de CYMBOROWSKI et DUTKOWSKI (1969) relatifs à *Acheta*. Il en est de même chez la larve en diapause d'Ostrinia nubilalis où la période de 8 h qui, selon BECK (1964), caractérise le phénomène, paraît tout à fait imaginaire.

2.5 f Conclusions

Un contrôle statistique un peu poussé des mesures faites sur la pars intercerebralis d'ephippiger n'autorise pas à conclure que son activité neurosécrétrice présente des différences de valeur significatives dans la période de 24 h. A fortiori, le caractère rythmique de la neurosécrétion n'est pas démontré.

Sur les données brutes de l'expérience, KLUG, RENSING, CYMBOROWSKI et DUTKOWSKI ont admis l'existence d'une périodicité de 24 h dans cette même activité chez les insectes qu'ils ont étudiés. L'enseignement tiré du traitement statistique de nos propres résultats nous incite à considérer ces conclusions avec quelque réserve.

Toutefois, il convient de souligner qu'il apparaît dans le cas de Drosophila (RENSING) une similitude de forme assez frappante entre les courbes de variation d'activité neurosécrétrice et de taille des noyaux des cellules de la pars. Cette parenté se retrouve aussi pour la surface nucléaire des corpora allata, des corpora cardiaca, de la glande prothoracique et du corps gras (v. Tableau 2, en Annexe). Une telle convergence des résultats paraît un solide argument en faveur de la nature périodique des diverses expressions vitales (dont la neurosécrétion de la pars) auxquels ils se rapportent.

En admettant que le caractère périodique de l'activité neurosécrétrice de la pars intercerebralis puisse être considéré comme un fait général, il reste encore à établir la relation entre ce rythme physiologique et le rythme d'activité locomotrice par exemple. Nous reviendrons plus loin sur la signi-

fication des rythmes physiologiques dans le problème général de la biorythmicité, mais disons qu'à propos de la pars, une interprétation unitaire n'est guère possible sur la base, notoirement insuffisante, des données actuelles.

Comme il a été noté précédemment (2.5 a), le rapport entre le nombre des cellules chargées de neurosécrétions et de l'effectif cellulaire total peut être considéré comme indicatif des diverses phases du fonctionnement endocrine de la structure et aussi de la présence, dans le milieu intérieur, des produits formés. Si l'on se souvient, de plus, que les dosages biologiques faits par MOTHES montrent clairement que les deux phénomènes, synthèse-stockage et libération, ne sont pas simultanés, mais au contraire alternés, la relation de phase entre l'activité locomotrice et l'activité neurosécrétrice peut suggérer l'existence d'un lien de causalité entre les deux phénomènes.

En ce qui concerne Drosophila, les tracés produits par RENSING montrent que la courbe d'activité locomotrice peut être superposée à celle de l'activité de la pars. CYMBOROWSKI et DUTKOWSKI constatent pareillement que, chez Acheta, les maxima des deux courbes coïncident. Pour ces deux espèces, la chute de l'activité est donc contemporaine de la libération des produits formés par la pars, et les deux derniers auteurs concluent au rôle inhibiteur des neurosécrétions de cette structure sur l'activité locomotrice.

Toutefois, cette "règle" ne semble pas d'une application très générale, puisque, chez Carabus, le temps d'activité locomotrice correspond à celui où les cellules sont vides de neurosécrétions et où les produits qu'elles ont élaborés circulent par conséquent dans le milieu intérieur. Pareillement, les dosages de MOTHES sur CARAUSIUS montrent que le taux des neuro-hormones C_1 et D_1 dans l'hémolymphe est à son maximum pendant le temps d'obscurité qui est celui où l'insecte est actif.

Au total, le caractère rythmique de l'activité neurosécré-
trice de la pars intercerebralis doit encore être confirmé
sur un plus grand nombre d'exemples et avec une méthodologie
plus stricte, pour pouvoir être considéré comme une donnée
certaine. Quant à l'interprétation physiologique des relations
temporelles entre activité locomotrice et activité cellulaire
de la pars, elle demeure pour le moins conjecturale, d'autant
qu'aucune conclusion positive n'est possible à partir du
résultat des interventions chirurgicales sur cette structure.

C H A P I T R E 2

LE PROBLEME DE LA PHOTORECEPTION

Tant dans le cas d'Ephippiger que dans celui de toutes les autres espèces d'insectes étudiées, l'action synchronisatrice du cycle L D a pu être établie de la façon la plus manifeste. Le maillon initial de la chaîne organique et physiologique qui aboutit à la manifestation périodique de l'activité est donc nécessairement constitué par une structure photoréceptrice.

Ainsi, parmi tous les problèmes que suscite la considération des phénomènes biorythmiques, l'identification d'une telle structure est, sans doute, de ceux qui se posent avec le plus d'évidence. D'un point de vue méthodologique, on peut aussi penser que la connaissance structurelle et fonctionnelle de ce niveau périphérique pourrait, de proche en proche, permettre de progresser dans la compréhension des processus sous-jacents, mieux sans doute qu'en faisant d'emblée porter l'investigation sur des systèmes plus profonds (cerveau, glandes endocrines).

Dans cette direction de recherche, la première voie est évidemment celle qui conduit à établir l'importance des photorécepteurs "classiques" que sont les yeux composés et les ocelles. Si, à l'issue de cette première démarche, on ne peut conclure au jeu exclusif de l'une de ces formations sensorielles, une seconde voie devra être prise pour tenter de préciser le rôle d'autres structures dont la photosensibilité pourrait être expérimentalement établie.

Tel est le plan qui sera suivi ici.

1. LES VOIES OPTIQUES NORMALES

1.1 LES YEUX ET LES OCELLES

En plus des yeux composés, l'Ephippigère, comme la plupart des autres Tettigonioïdes, possède trois ocelles situés dans l'espace interantennaire qui intéresse le fastigium verticis. Ce bourrelet, qui affecte la forme d'un Y, porte sur le côté externe de ses branches divergentes les deux ocelles latéraux, l'ocelle médian étant situé à la base de la branche verticale. Ces ocelles sont fort peu différenciés extérieurement, et les ocelles latéraux sont parfois même difficilement reconnaissables.

1.1 a Principe de l'expérimentation et méthodologie

Le rôle des yeux et des ocelles comme récepteurs du synchronisateur L D doit pouvoir se révéler dans la comparaison des réponses à deux situations semblables auxquelles sont soumis des témoins, d'une part, et des sujets chez qui ces photorécepteurs sont rendus non fonctionnels, d'autre part.

(i) Test.

La "situation-test" choisie ici est essentiellement le passage du cycle normal ($L D_n$) au cycle inversé ($L D_i$) auquel on sait que l'animal intact répond d'une façon telle que, dès la première période déphasée, la synchronisation du rythme est effective (v. Partie 2, 1.2 b).

La réponse au cycle inversé : activité synchronisée ou non, chez un sujet privé de l'usage d'une structure donnée renseignera donc sur l'importance de cette structure dans le phénomène. Accessoirement, le tableau sera complété par l'examen des altérations présentées par d'autres caractères plus subtils : profil spécifique d'activité, pic d'activité au passage $D \rightarrow L$, réponse à la transition $L D_n \rightarrow L D_i$.

Cette méthodologie est nettement préférable à celle adoptée par les autres auteurs qui consiste à laisser l'animal en L D_n après l'opération. En effet, la preuve que la voie par laquelle est reçue la commande lumineuse a été efficacement bloquée ne peut alors être apportée que par la modification de la période ou l'apparition de l'arythmie (l'insecte se comportant comme s'il se trouvait en D D). Or, on sait que la réponse à l'obscurité permanente est loin d'être stable, tant à l'intérieur de l'espèce que pour un même individu au cours du temps (v. Partie 2, 2.1).

(ii) Technique.

En ce qui concerne l'aveuglement expérimental, deux procédés peuvent être utilisés : le noircissement de la structure ou sa destruction. Toutefois, on doit considérer que l'emploi de l'un ou de l'autre n'aboutit pas pour l'animal à deux situations tout à fait semblables. En effet, si sur le plan de l'information sensorielle, le dépôt d'un produit opaque recrée théoriquement* les conditions qui sont celles où se trouve le sujet à l'obscurité, la destruction, par contre, peut, selon sa profondeur, modifier plus ou moins l'activité électrique spontanée qui se manifeste normalement à l'obscurité (HOYLE, 1955). De la sorte, au niveau où elles sont intégrées, les informations risquent d'être différentes :

* En fait, le noircissement est une méthode imparfaite pour deux raisons : (i) à supposer que l'opacité du produit employé soit bien totale, il est à peu près impossible d'éviter, au cours du temps, un écaillage partiel (et peu décelable) du dépôt qui rend problématique le maintien de la condition créée initialement ; (ii) la transparence du tégument et des tissus est, en général, suffisante pour que la lumière puisse atteindre indirectement les structures sensorielles "par l'intérieur" ; or, cette voie de pénétration lumineuse, dont on doit a priori envisager l'importance, ne peut être efficacement coupée par un dépôt opacifiant qui, même s'il déborde largement les photorécepteurs, épargne nécessairement certaines parties de la tête, comme les pièces buccales (v. 2.1 d). Par contre, la destruction de la structure supprime évidemment toute perception, directe ou indirecte.

alors que, dans le premier cas, l'information est "obscurité", dans le second, son contenu est éventuellement altéré ; à l'extrême, l'information peut même disparaître si la région génératrice de l'activité spontanée a été détruite.

Il y a là, sur un plan théorique, une hétérogénéité des conditions expérimentales dont on doit tenir compte, en particulier dans la comparaison des résultats (VAN CASSEL, 1968).

Dans ce travail, nous avons eu recours, de façon quasi exclusive, à la destruction des yeux et des ocelles par électrocoagulation (v. Partie 1, 2.1 a et b), soit chez l'adulte, soit, beaucoup plus souvent, chez la larve. La Fig. 51 montre le résultat de ce type d'intervention qui conduit au remplacement de la calotte oculaire par un tégument banal, dépourvu de toute différenciation dioptrique ou sensorielle. L'examen histologique montre que la destruction ne s'étend pas aux seules ommatidies, mais qu'elle touche en général le lobe optique, provoquant la disparition de niveaux plus ou moins profonds de son organisation : nerfs optiques, lamina ganglionaris, medulla* (Fig. 47 A, B, C). Ces niveaux, repérés dans la Fig. 47 E, sont signalés dans les tableaux. Au total, les ocelles ou (et) les yeux ont été détruits chez une centaine d'animaux dont 70 ont été enregistrés, dans diverses condi-

* Structure du lobe optique (Fig. 47 D). Dans ses grandes lignes, la structure microscopique du lobe optique d'Ephippiger ne paraît pas différer sensiblement de celle décrite chez d'autres Orthoptères (HORRIDGE et al., 1965; SHAW, 1968 ; NORTHROP et GUIGNON, 1970). Les axones issus des ommatidies se regroupent en 6 à 8 faisceaux (nerf optique), disposés côte à côte dans le plan frontal, qui se réunissent dans la lamina ganglionaris. Plus profondément, se trouve une seconde neuropile, la medulla (externa) qui, dans une coupe transverse, se présente comme une aire ovoïde stratifiée parallèlement à son grand axe. Les fibres issues de la lamina gagnent la medulla par le chiasma externe. Enfin, dans la région proximale du lobe, la medulla interna (lobula) forme le troisième étage synaptique des fibres postrétiniennes.

tions expérimentales, pendant une durée totale de 2 330 jours, soit une moyenne de 33 jours par individu. Les contrôles histologiques n'ont porté que sur les animaux à yeux détruits (56 individus : 34 contrôles).

1.1 b Destruction des ocelles. Résultats

0
000

Sur un ensemble de 13 insectes (ephippiger et biterrensis ; durée moyenne d'enregistrement : 22 jours) dont l'ocelle médian seul ou les trois ocelles ont été détruits, l'inversion du cycle est, dans tous les cas, suivie d'une synchronisation du rythme d'activité dans un délai de 24 (comme chez les témoins) à 72 h. En ce qui concerne les paramètres heure de début, de fin et quantité, le profil d'activité ne présente pas d'altérations sortant du cadre de la variabilité individuelle. On ne peut guère noter que l'absence du pic d'activité au passage $D \rightarrow L$ chez ephippiger, mais le fait que ce caractère, en général peu accusé chez cette espèce, subsiste par contre chez les biterrensis opérés, ne permet pas d'accorder une signification certaine à l'observation (Fig. 48).

Pareillement, lors de la transition $L D_n \rightarrow L D_i$, l'animal demeure inactif au cours du temps pendant lequel L est prolongé pour aboutir au déphasage du cycle. C'est là la réponse que donnent normalement les témoins.

1.1 c Destruction des yeux seuls. Résultats

Y

La destruction des yeux seuls a été pratiquée sur 17 insectes (ephippiger et biterrensis) enregistrés pendant une durée moyenne de 50 jours ; sur ce nombre, 12 ont été opérés avant la mue imaginale et 5 à l'état adulte.

(i) Destruction avant la mue imaginale.

La première constatation est que la destruction des yeux n'affecte, ni le caractère périodique de l'activité, ni la capacité de synchronisation sur LD_i puisque le rythme est entraîné sur la nouvelle phase dans un délai de 24 à 48 h (Fig. 49). Un individu, cependant, a montré, tant en LD_n qu'en LD_i , une activité manifestement indépendante du cycle d'éclairement avec une période d'environ 22 h 15 (lobes optiques : destruction bilatérale jusqu'au niveau 5). C'est d'ailleurs là le seul cas d'activité en libre cours jamais constaté dans l'ensemble de l'expérimentation sur les photorécepteurs.

En ce qui concerne le profil d'activité, les résultats suivants ont été observés :

NATURE DE LA MODIFICATION	NOMBRE D'INDIVIDUS	ESPECE	CONTROLES HISTOLOGIQUES		
			Nb	Niveau de destruction	
				Lobe optique gauche	Lobe optique droit
aucune	4	B,B,B,E*	1	5	3
activité limitée à D	2	E,E	2	2 3	2 3
activité limitée à L	1	E	-		
heure de début ou de fin d'activité avancée ou retardée	4	E,E,E,B	2	4 4	7 4
libre cours (T=22.15)	1	B	1	5	5

* L'activité de cet insecte est illustrée dans la Fig. 49.

TABLEAU X - Effet de la destruction bilatérale des yeux sur le profil d'activité en L D. B = biterrensis, E = ephippiger.

Enfin, le pic d'activité au passage $D \rightarrow L$ est observable dans 8 cas sur 9 (il n'existe évidemment ni chez les deux sujets actifs en D, ni chez l'individu en libre cours).

Par contre, il apparaît une activité (6 cas sur 8) pendant le temps de L prolongé qui fait la transition $L D_n \rightarrow L D_i$.

(ii) Destruction sur l'imagó.

A titre de comparaison, les yeux ont été détruits chez 5 ephippiger adultes (durée moyenne de l'enregistrement : 21 jours). L'activité, qui reprend dans les 2 ou 3 jours suivant l'opération, montre un profil inchangé chez trois sujets (avec un pic d'activité au passage $D \rightarrow L$), mais se manifeste de façon quasi ininterrompue chez les deux autres (l'un étant arythmique, l'autre montrant une modulation du niveau d'activité synchrone du cycle L D).

Chez les quatre premiers individus, la synchronisation sur $L D_i$ s'opère dans un délai de 24 à 48 h ; trois sont actifs pendant la transition $L D_n \rightarrow L D_i$ (Fig. 50).

1.1 d Destruction des yeux et de l'ocelle médian. Résultats

YO

Observé sur un lot de 7 insectes (ephippiger et biterrensis) opérés avant la mue imaginale et enregistrés pendant une durée moyenne de 28 jours, le profil d'activité n'offre pas d'altérations sensibles. La synchronisation sur $L D_i$ se fait avec une latence de 24 à 48 h dans trois cas sur trois ; le contrôle histologique montre que la destruction atteint les niveaux 3 (1 insecte) et 4 (4 insectes).

1.1 e Destruction des yeux et des trois ocelles. Résultats

Y000

Après ce type d'intervention qui entraîne la disparition totale du système photorécepteur (Fig. 51), 33 animaux ont été mis en enregistrement et 20 ont fait l'objet d'un contrôle histologique. Sur cet ensemble, 22 insectes ont été utilisés

dans des conditions expérimentales autres que celles qui sont considérées ici, et leurs réponses seront analysées dans la suite. Nous ne considérerons donc pour le présent que les résultats donnés par 11 individus (ephippiger et biterrensis) enregistrés en $L D_n$, en $L D_i$ et en $D D$.

L'analyse de ces enregistrements (durée moyenne 33 jours) conduit à trois constatations importantes : (i) en $L D$, l'activité demeure périodique dans 7 cas sur 7 (dont deux concernent des individus opérés adultes); (ii) l'entraînement par $L D_i$ est obtenu au bout de 24 à 48 h ; (iii) enfin, le passage $D \rightarrow L$ s'accompagne, dans 6 cas sur 7, d'une nette augmentation de la quantité d'activité. Le profil d'activité est, soit inchangé (3 individus), soit marqué par un net raccourcissement du temps d'activité qui se limite alors à L (3 individus), soit encore caractérisé par la non-interruption de l'activité dont la périodicité se traduit par un net relèvement quantitatif pendant le temps de lumière. Tout comme dans les types d'intervention précédents, on observe irrégulièrement (4 cas sur 7) une certaine activité transitoire pendant le passage de $L D_n$ à $L D_i$ (Fig. 52).

Enfin, on notera que, parmi les 5 individus enregistrés en $D D$, deux ont montré une activité apériodique (Fig. 40 - 6 et 7), les autres ont, par contre, manifesté une périodicité certaine de 21 h, de 22 h (Fig. 40-8 et 53) et de 24 h (Fig. 40-9).

1.1 f Discussion

Nous avons signalé précédemment (1.1 a) qu'en entraînant la destruction plus ou moins profonde des structures nerveuses sous-jacentes, le procédé d'élimination des photorécepteurs utilisé ici risquait de créer chez l'animal une situation artificielle, sans signification sur le plan de l'information sensorielle.

Il semble toutefois, après l'exposé des résultats, que ce risque, s'il existe théoriquement, n'est pas de nature à masquer la réponse de l'animal dans la majorité des cas. Il apparaît en effet que l'électrocoagulation des ocelles, des yeux ou de l'ensemble de ces structures est suivie, chez le plus grand nombre des individus, de réponses cohérentes que le seul traumatisme neurosensoriel ne peut expliquer.

Cependant, le point le plus important est la signification même de ces résultats : à de rares exceptions près, les destructions faites n'entravent, ni la manifestation rythmique de l'activité, ni la synchronisation sur le cycle d'éclairement inversé ($L D_i$) ; si l'on ajoute à cela que le passage $D \rightarrow L$ s'accompagne le plus souvent d'une augmentation de la quantité d'activité, il apparaît que la photoréception de la commande lumineuse synchronisatrice peut s'opérer sans le concours des yeux ni des ocelles*.

Il ne s'ensuit pas pour autant que ces organes soient normalement sans rôle, puisque leur disparition peut s'accompagner d'effets secondaires tels que l'altération du profil d'activité, l'allongement du délai de synchronisation du $L D_i$ ou l'apparition d'un temps d'activité pendant la transition $L D_n \rightarrow L D_i$.

* En ce qui concerne l'opération la plus complète (yeux + ocelles), les résultats analysés ici sont complétés par ceux obtenus dans d'autres types d'expérimentation (éclairage partiel du corps, éclairage par guide de lumière ; v. plus loin).

DESTRUC- TION PORTANT SUR	ENREGISTR ^T		L D _n				L D _i				D D	
			SYN- CHRO- NISA- TION	ACTIVITE			Nb INS.	SYN- CHRO- NISA- TION	L D _n → L D _i		Nb INS.	T
	Nb ins.	Durée/ ins. (m)		PROFIL nor- mal	modi- fié	PIC D → L			Délai de synchro- nisation	Activité pendant L transi- toire		
O	9	21 j	9	8	1	3	4	4	24-72 h	1	1	24.00
OOO	4	26 j	4	4	0	3	4	4	24 h	0		
Y larves	12	38 j	11	4	8	8	9	8	24-48 h	6	1	23.30
imagos	5	21 j	4	3	2	3	5	4	24-48 h	3		
YO	7	28 j	7	6	1	6	3	3	24-48 h	2	1	>24
YOOO larves	9	29 j	5/5	1/5	4/5	4/5	5	5	24-48 h	3	5	voir texte
imagos	2	42 j	2	2	0	2	2	2	24 h	1		

TABLEAU XI - Destruction des yeux et des ocelles : effet comparé des différents types d'intervention sur quelques caractères normaux de l'activité : synchronisation sur L D_n, profil d'activité (heure de début et de fin d'activité), pic d'activité au passage D → L, synchronisation sur L D_i, délai, activité pendant le temps de lumière transitoire L D_n → L D_i.

Les chiffres contenus dans les diverses cases indiquent le nombre d'animaux chez qui a été noté le caractère considéré dans la colonne.

O : ocelle médian ; OOO : ocelles médian et latéraux ; Y : yeux.

1.1 g Les données actuelles*

Les connaissances sur le rôle des photorécepteurs "classiques" dans les phénomènes biorythmiques sont loin de former un tout homogène. Si le noircissement des organes ou leur destruction peut théoriquement conduire à des résultats dissimilaires, il ne semble cependant pas que cette disparité des conditions puisse rendre compte de celle des résultats.

Chez Acheta domesticus, NOWOSIELSKI et PATTON (1963) observent que, si le noircissement des ocelles est totalement inefficace, celui des yeux ne laisse par contre en activité synchrone du cycle L D que 14 insectes sur 27. Cette synchronisation disparaît lorsque les yeux et les ocelles sont couverts.

En ce qui concerne Periplaneta americana, CLOUDSLEY-THOMPSON (1953) affirme que le noircissement des ocelles, tout comme celui des yeux, abolit le caractère rythmique de l'activité, mais, en l'absence de toute démonstration expérimentale, cette conclusion paraît peu fondée. Sur cette même espèce, HARKER (1955, 1956) observe que le noircissement ou la destruction des ocelles conduit à modifier la relation de phase entre le rythme et le cycle L D : l'animal montre en effet un maximum d'activité pendant le temps de lumière. A l'opposé, le noircissement des yeux n'empêche pas un sujet rendu arythmique par un séjour en L L de synchroniser sur L D.

* La toute première expérience sur le rôle des yeux et des ocelles chez l'insecte est sans doute celle que publia l'Abbé CATELAN dans le Journal des Sçavans de l'année 1679. L'auteur y relate comment, ayant couvert chez des Mouches les yeux ou les ocelles - ou l'ensemble de ces organes - au moyen de "poix résine" et de cire d'Espagne, il put se convaincre de leur rôle photorécepteur : les Mouches dont les yeux ou les ocelles étaient intacts s'envolaient vers les fenêtres, alors que les autres, mises sur une table "ne marchaient qu'en tastonnant, comme si elles eussent été aveugles, et quoy qu'on les touchast ne s'envoloient point".

On doit convenir que l'Abbé venait d'inaugurer une technique d'investigation qui ne devait pas être abandonnée de si tôt.

si on le place dans ces conditions après l'opération ; cette réponse est abolie si les yeux et les ocelles sont simultanément couverts. L'auteur conclut au rôle des seuls ocelles dans la photoréception de la commande lumineuse*.

Les observations faites sur Leucophaea maderae par ROBERTS (1965) et par NISHIITSUTSUJI-UWO et PITTENDRIGH (1968) ne confirment pas cette interprétation puisque ces auteurs ne constatent aucune altération de rythme après destruction des ocelles. De même, le noircissement des yeux seuls, inefficace chez Periplaneta selon HARKER, désynchronise Leucophaea gardé en L D (libre cours). Quant à l'élimination des yeux et des ocelles, elle conduit à des réponses peu homogènes où paraît toutefois maintenu un certain caractère rythmique.

Quelques notations éparses complètent ce tableau : chez Carabus nemoralis, la destruction des yeux entraîne, chez des sujets gardés en L D, un raccourcissement de la période (KLUG, 1958), et chez Poeciloceru hieroglyphicus le noircissement des yeux et des ocelles altère rapidement le rythme d'activité (ABUSHAMA, 1968).

Enfin, il est intéressant de noter qu'après avoir procédé à la destruction des yeux et des ocelles latéraux, suivie d'un noircissement de la capsule céphalique, LOHER et CHANDRASHEKARAN (1970) n'observent pas de perturbation du rythme de ponte chez Chorthippus curtipennis gardé en L D_n, et concluent, de ce fait, à l'existence d'une photoréception extracéphalique. Nous verrons plus loin que ce type de conclusion ne peut être accepté sans réserve (2.1 d).

* On se souvient que la pars intercerebralis (Partie 2, 2.2) paraît prendre une certaine part aux processus physiologiques sur lesquels repose l'activité périodique. Or, BROUSSE-GAURY (1968) a montré, chez Periplaneta americana, que la destruction d'un ocelle entraînait une nette diminution (près de 30 %) du nombre des cellules contenant des produits de neurosécrétion dans la moitié homolatérale de la pars. Cette corrélation, qui repose sur une base anatomique (des liaisons synaptiques existent entre le nerf ocellaire et les noyaux antérieurs de la pars), mériterait d'être reconsidérée dans ses rapports avec l'activité périodique.

Ainsi, et à supposer que la rigueur de la méthodologie ne soit pas en cause, on ne peut que conclure à la pluralité des voies par lesquelles est reçue la commande L D synchronisatrice. Il est toutefois évident qu'une telle conclusion est assez fragile puisqu'elle se fonde sur des données dont l'insuffisance est manifeste.

L'identification des structures photoréceptrices a, d'autre part, fait l'objet d'un ensemble de travaux importants à propos, non plus de l'activité périodique, mais de l'induction photopériodique de la diapause. Ces résultats sont regroupés en Annexe, dans le Tableau 3.

1.2 LE LOBE ET LE TRACTUS OPTIQUES

Il apparaît, au terme de ce qui précède, que les yeux et les ocelles ne constituent pas - dans le cas de l'activité stridulatoire de l'Ephippigère - les photorécepteurs obligatoires de la commande synchronisatrice L D. Un autre substrat organique doit donc exister pour cette fonction, mais, avant de retenir l'hypothèse d'une sensibilité extraoculaire (et extraocellaire), il convient encore de voir si les voies optiques profondes (lobe et tractus) ne sont pas, pour une part, impliquées dans le phénomène.

1.2 a Excision du lobe optique

Nous avons vu précédemment que l'électrocoagulation de la calotte oculaire entraînait fréquemment une destruction importante du lobe optique (des exemples de niveau précis de destruction figurent d'ailleurs dans les Tableaux X, XVI et XVII). Ce résultat n'entravant cependant pas la synchronisation sur le cycle d'éclairement ($L D_n$ et $L D_i$) indique que la photoréception peut encore s'opérer malgré une désorganisation profonde du lobe.

Pour contrôler la valeur de cette observation, quelques essais complémentaires ont été faits (7 individus) en excisant des deux côtés le lobe optique après section distale

du tractus (v. Partie 1, 2.1 b).

Chez 6 des opérés, le profil d'activité s'est trouvé profondément modifié par la disparition à peu près complète du temps de repos (Fig. 54). Toutefois, il apparaît, dans quelques cas, une très nette modulation du niveau de l'activité (avec maximum pendant le temps de lumière) synchronisable sur $L D_i$. Au total, si l'on exclut les individus n°6 et n°7, enregistrés dans des conditions particulières (contention et guide de lumière), les résultats résumés dans le Tableau XII montrent que tous les insectes ont manifesté une activité périodique.

En $L D_n$ (5 exemples) :

- 3 animaux à activité synchronisée ;
- 1 animal à activité rythmique en libre cours ;
- 1 animal à activité faible mais apparemment synchronisée.

En $L D_i$ (3 exemples) :

- 2 animaux ayant suivi l'inversion de cycle ;
- 1 animal en libre cours.

1.2 b Section du tractus optique

La section bilatérale du tractus optique (v. Partie 1, 2.1 b) a été pratiquée sur un certain nombre de sujets adultes dont 8 ont fourni des enregistrements d'assez longue durée pour permettre une analyse précise de leur réponse.

D'une façon générale, ces animaux montrent une tendance à être actifs pendant la totalité de la période de 24 h, mais, dans tous les cas, le rythme demeure clairement marqué par l'augmentation de la quantité d'activité qui accompagne le temps de lumière (Fig. 55 et 56).

La synchronisation, tant sur $L D_n$ que sur $L D_i$ apparaît avec netteté sur les histogrammes et se confirme par la comparaison entre les quantités d'activité produites au cours de L et de D (Tableau XIII).

N°	ESPECE	DUREE	L D _n		DIFF ^{ce} L-D signif. à :	L D _i		DIFF ^{ce} L-D signif. à :
			activité journalière moyenne pendant D	pendant L		activité journalière moyenne pendant D	pendant L	
1	B	12 j 17 j	3 110	6 180	.1	2 800	10 100	.01
2	E	13 j	8 375	16 060	.01			
3	E	13 j 8 J*	6 610	21 440	.01	8 450	27 390	.01
4	B	12 j 8 j	libre cours (T<24 h)			libre cours (T<24 h)		
5	B	9 j	très faible activité (T = 24 h)					
6	E**	12 j 11 j	(D D) } arythmique					
7	E**	13 j	arythmique					

* ocelles noircis avant l'inversion du cycle.

** enregistrés en contention avec illumination ponctuelle du cerveau par guide de lumière (v. 2.2).

TABLEAU XII - Incidence du cycle d'éclairement (L D_n et L D_i) sur la répartition temporelle de l'activité chez des sujets ayant subi l'excision bilatérale des lobes optiques. Chez les individus 1, 2 et 3, la quantité d'activité moyenne est significativement plus élevée pendant L que pendant D. Les sujets 1 et 3 montrent une nette synchronisation sur L D_i. B = biterrensis ; E = ephippiger.

Nota : Les valeurs mesurées pendant L (durée 13 h 15) ont été minorées de façon à correspondre à une durée égale à celle de D (10 h 45).

N°	ESPECE	DUREE	L D n		DIFF ^{ce} L-D signif.	L D i		DIFF ^{ce} L-D signif.
			activité journalière moyenne			activité journalière moyenne		
			pendant D	pendant L		à :	pendant D	
1	E	11 j	4 410	15 725	.01			
		7 j				4 160	19 545	
2	E	14 j	1 800	11 260	.01			
		17 j				3 860	12 175	
3	E	4 j	2 650	17 250	.01			
		13 j				5 735	18 125	
4	B	21 j	3 890	17 465	.01			
		39 j				1 100	2 335	
5	B	28 j	2 265	6 200	.01			
		25 j				1 680	8 750	
6	E	9 j	325	4 930	.01			
		20 j				1 625	4 585	
7	B	28 j	110	4 645	.01			
		25 j				160	3 380	
8	E	8 j	215	5 790	.01			
		16 j				315	2 380	

TABLEAU XIII - Incidence du cycle d'éclairement (L D_n et L D_i sur la répartition temporelle de l'activité chez des sujets ayant subi la section bilatérale des tractus optiques. Dans tous les cas analysés, la quantité d'activité, significativement plus élevée (P = .01) en L qu'en D, démontre que la synchronisation est effective aussi bien sur L D_n que sur L D_i.
B = bitterrensis ; E = ephippiger.

Nota : Les valeurs mesurées pendant L (durée : 13 h 15) ont été minorées de manière à correspondre à une durée égale à celle de D (10 h 45).

1.2 c Discussion

Les deux types d'intervention dont les résultats viennent d'être exposés, sont finalement deux méthodes différentes pour interrompre le trajet de l'information sensorielle issue de l'oeil. L'utilisation de l'une et de l'autre conduit à des réponses homogènes.

- (i) Les données de l'expérience d'ablation des lobes optiques peuvent être considérées globalement avec celles acquises à propos de la destruction des yeux, puisque, dans les deux cas, le lobe optique a été éliminé en tout ou en partie, et les structures sensorielles périphériques totalement supprimées.

Il est clair que ce traitement n'empêche pas le maintien du caractère rythmique de l'activité, et, plus précisément, la synchronisation sur le cycle L D. Si l'on ajoute que l'entraînement par le cycle inversé est obtenu dans 20 cas sur 21 (18/19 "Y", "YO", "YOOO" + 2/3 "lobe optique"), il semble que la somme de ces résultats soit pour le moins indicative d'un processus de photoréception où le lobe optique ne joue pas un rôle indispensable.

- (ii) Cette opinion est renforcée par le résultat des expériences de section bilatérale du tractus optique où, dans les 16 enregistrements réalisés, la synchronisation est manifeste, tant en L D_n qu'en L D_i.

On notera enfin que, si au niveau cérébral, la section du tractus et l'élimination du lobe conduisent à une même situation: la suppression de l'information lumineuse, la seconde intervention permet aussi d'exclure l'hypothèse d'une action de type hormonal prenant naissance dans les voies optiques (où, d'ailleurs, aucune activité neuro-sécrétoire n'a jamais été constatée).

1.2 d Les données actuelles

Si la mise en évidence du rôle des yeux et des ocelles par noircissement ou destruction a été l'objet de quelques tentatives (v. 1.1 g), l'expérimentation sur les voies optiques profondes n'a donné lieu qu'à un seul travail réellement approfondi, celui de NISHIITSUTSUJI-UWO et PITTENDRIGH (1968), consacré à Leucophaea maderae, auquel s'ajoutent deux courtes observations, l'une d'EIDMANN (1956) qui note que l'ablation des lobes optiques ne modifie pas le rythme d'activité de Carausius morosus, l'autre de HARKER (1956) qui constate l'apparition d'une activité synchrone du cycle L D chez des Periplaneta, précédemment arythmiques, dont les nerfs optiques ont été sectionnés.

En ce qui concerne Leucophaea, NISHIITSUTSUJI-UWO et PITTENDRIGH observent que la section bilatérale des nerfs optiques (opération qui n'a pas été faite chez Ephippiger) pratiquée sur 17 animaux, supprime la synchronisation chez 14 d'entre eux, mais demeure sans effet dans 3 cas.

La section bilatérale du tractus optique entraîne l'arythmicité (en L D) chez 17 des 18 opérés, un seul maintenant sa synchronisation sur le cycle d'éclairement. Enfin, 6 insectes sur 6 manifestent une activité arythmique après l'ablation des lobes optiques.

Ces résultats, rapprochés d'autres précédemment acquis (1967, 1968), amènent ces auteurs à situer dans le lobe optique l'"oscillateur biologique" dont le fonctionnement, synchronisé par L D, imposerait sa périodicité à l'activité locomotrice par l'intermédiaire d'une commande endocrine délivrée par la pars intercerebralis. Nous verrons, dans les conclusions générales, ce que l'on peut penser de cette hypothèse, mais certaines des conclusions sur lesquelles elle se fonde paraissent, au départ, discutables. En effet, le caractère arythmique que présente l'activité après la section du trac-

tus ou l'élimination du lobe optique n'est déduit que de l'examen d'enregistrements graphiques où des variations quantitatives ne sont pas décelables. Or, après ce type d'opération, c'est précisément par une modulation de la quantité d'activité que se marque, chez l'Ephippigère, la synchronisation sur le cycle. A supposer que la réponse soit de même nature chez Leucophaea, il est exclu de pouvoir la détecter avec la méthode d'enregistrement employée par NISHITSUTSUJI-UWO et PITTENDRIGH.

1.3 CONCLUSIONS

L'élimination progressive des différentes structures et des différents niveaux qui constituent l'ensemble photorécepteur "classique" provoque, selon son importance, des altérations plus ou moins considérables du profil d'activité stridulatoire d'Ephippiger.

Toutefois, il est manifeste que, dans la majorité des cas, la commande lumineuse qui assure la synchronisation de l'activité, continue à être efficacement reçue. On se trouve donc conduit à envisager la possibilité d'une photoréception qui pourrait s'opérer en dehors des voies optiques normales.

C'est la tentative de vérification expérimentale de cette hypothèse qui fait l'objet de la seconde partie de ce chapitre.

2. RECHERCHE D'UN PHOTORECEPTEUR CEPHALIQUE

2.1 DELIMITATION GLOBALE DU SITE DE PHOTORECEPTION

Si les résultats qui précèdent autorisent - semble-t-il - à exclure le jeu des voies optiques normales, ils n'apportent, par contre, aucune indication sur la localisation de la structure qui joue le rôle de photorécepteur. Aussi, nous a-t-il paru nécessaire, dans

un premier temps, de délimiter par une méthode "dichotomique" la région contenant le site de photoréception.

Les deux types de techniques utilisés reposent, l'un sur l'emploi d'un produit ou d'un matériau opaque (2.1 a, 2.1 b), l'autre sur la mise en place de l'insecte dans un dispositif expérimental particulier (2.1 c). Dans son principe, la situation créée est la même dans les deux cas puisqu'elle conduit en définitive à une illumination différentielle du corps, où une partie est maintenue à l'obscurité alors que l'autre est mise en cycle L D normal ou inversé.

Il semble donc que, si l'animal synchronise son activité sur le cycle auquel est exposée la partie A (B étant à l'obscurité) et ne donne pas de réponse à la condition réciproque, A doit normalement posséder les structures photoréceptrices, et B en être corrélativement privé. En fait, on verra que cette interprétation est trop superficielle pour être systématiquement retenue.

Dans l'expérimentation réalisée, les deux "parties" alternativement considérées sont la tête, d'une part, l'ensemble thorax (+ appendices) et abdomen, d'autre part.

2.1 a Noircissement du crâne

Nous avons déjà expliqué (v. 1.1 a) pourquoi le simple dépôt d'un produit opaque sur les yeux ou (et) les ocelles ne peut constituer une méthode d'aveuglement très rigoureuse. Tout en retenant que la même critique doit être faite au noircissement total du crâne (pièces buccales nécessairement exceptées), nous avons, à de nombreuses reprises, procédé à ce type d'opération (v. Partie 1, 2.2 a) qui, de façon constante, conduit au même résultat : les insectes dont le crâne est noirci jusqu'à la suture épistomienne (base des antennes également opacifiée) synchronisent parfaitement sur $L D_n$ ou $L D_i$ (Fig. 57).

2.1 b Capuchon céphalique

Cette méthode (v. Partie 1, 2.2 a) permet de soustraire l'ensemble de la tête à l'action de la lumière d'une façon beaucoup plus sûre que le noircissement qui épargne nécessairement certaines régions. Dans ces conditions, seuls le thorax, l'abdomen et les appendices sont soumis au cycle d'éclairement.

Pratiquement, après quelques jours d'enregistrement en L D_n, le capuchon est mis en place à la fin d'un temps de lumière, et le cycle, inversé. Les animaux sont gardés dans ces conditions (capuchon + L D_i) pendant deux à trois jours*. Sur l'ensemble des tests réalisés n'ont été retenus que ceux à la fin desquels le capuchon avait conservé sa position initiale (particulièrement en ce qui concerne le maintien du serrage sur le bord antérieur du pronotum).

PHOTORECEPTEURS DETRUITS	Nb INS.	TESTS		SYNCHRONISATION SUR LD _i		
		nombre	durée	oui	non	?
aucun	2	2	2 j		1	1
Y	3	8	3 j	5	1	2
Y000	2	2	3 j	1		1

TABLEAU XIV - Synchronisation sur L D_i chez des individus (ephippiger) dont la tête a été couverte par un capuchon d'aluminium mis en place avant l'inversion du cycle d'éclairement.

Y = yeux détruits ; Y000 = yeux et trois ocelles détruits.

Source : 5 tubes fluorescents de 8 W (éclairage : 1 400 à 5 000 lux).

* Cette durée est évidemment courte, mais les conditions assez contraignantes imposées à l'animal risquent, par leur prolongation, de perturber la manifestation normale de l'activité. Dans le cas des sujets à yeux ou (et) ocelles détruits, le délai de synchronisation sur L D_i pouvant être du même ordre de grandeur (v. Tableau XI), il faut considérer que des résultats négatifs ou incertains peuvent, en fait, tenir à la brièveté du test.

2.1 c Cycle alternant : tête/thorax-abdomen

Cette méthode (v. Partie 1, 1.2 b et Fig. 6), qui nécessite la mise en contention de l'animal, présente sur la précédente l'avantage de permettre la création de situations alternées : éclaircissement cyclique, soit de la tête (thorax et abdomen à l'obscurité), soit du thorax et de l'abdomen (tête à l'obscurité).

Des conditions techniques jugées satisfaisantes se sont trouvées réalisées dans 37 tests effectués sur un lot de 6 insectes (biterrensis).

L'analyse des résultats obtenus conduit au Tableau XV dont il ressort particulièrement que l'illumination de la tête seule a été suffisante dans 24 tests sur 27 pour entraîner la synchronisation du rythme d'activité, aussi bien chez des sujets normaux (Fig. 58 et 59), que chez d'autres dont les yeux et les ocelles avaient été détruits (Fig. 60, 61 et 62).

Par contre, sur un ensemble de 10 tests, il n'apparaît pas clairement que l'illumination cyclique du thorax et de l'abdomen seuls puisse permettre à l'insecte de synchroniser.

	TETE seule				THORAX-ABDOMEN seuls			
	TESTS		SYNCHRONISATION		TESTS		SYNCHRONISATION	
	Nb	durée	L D _n	L D _i	Nb	durée	L D _n	L D _i
insectes normaux (3)	14	2-7 j	5/5 +	9/9 +	4	3-4 j		0/4 +
Y000 (3)	13	2-7 j	2/4 + 2/4 ?	8/9 +* 1/9 ?	6	3 j		3/6 ? 3/6 inact.*

* Résultats provenant, pour une part, d'un sujet chez qui les lobes optiques étaient détruits bilatéralement jusqu'au niveau 5

TABLEAU. XV - Capacité de synchronisation sur L D_n et L D_i chez des sujets normaux et à yeux et ocelles détruits (Y000), soumis à un éclaircissement partiel : tête seule ou thorax-abdomen seuls.
Source : incandescence (40 lux).

2.1 d Les données actuelles

Nous avons vu précédemment (1.1 g, 1.2 d) à quelles conclusions générales étaient parvenus les auteurs à propos du rôle des yeux, des ocelles et des voies optiques profondes.

Aucune expérience n'ayant été conduite avec la méthodologie particulière appliquée ici, il n'est guère possible de procéder à un examen comparatif des résultats.

On notera, d'ailleurs, qu'à l'exception de LOHER et CHANDRASHEKARAN (v. 1.1'g), les auteurs qui ont abordé le problème ont tous conclu au rôle photorécepteur, soit de l'oeil, soit de l'ocelle.

2.1 e Conclusions

Les deux types de méthodes employés pour localiser globalement le site de photoréception paraissent donc conduire à des résultats différents, puisque le premier (noircissement et capuchon céphalique) montre que la réception de la commande lumineuse est encore possible lorsque la tête est maintenue en obscurité permanente (ce qui conduit à l'idée d'une réception extracéphalique, DUMORTIER, 1968), et que le second (cycle alternant) ne permet pas de conclure qu'une région autre que la tête soit capable de percevoir le stimulus lumineux.

En fait, l'apparente opposition se résout si l'on retient l'hypothèse d'une réception s'opérant par une structure crânienne située en profondeur, que la lumière atteint par conséquent en traversant une certaine épaisseur de tégument, de tissus et d'hémolymphe.

Dans le cas des animaux porteurs d'un capuchon (2.1 a), l'opacité absolue du matériau employé (feuille d'aluminium) et l'étroitesse du serrage en arrière de la tête, interdisent toute transmission au travers du crâne ; par contre,

la faible pigmentation du segment prothoracique (dans sa portion sternale en particulier) rend vraisemblable la possibilité d'une pénétration à ce niveau d'un flux suffisant pour permettre une irradiation intracrânienne. Un tel processus est parfaitement compatible avec le niveau d'éclairement réalisé (1 400 à 5 000 lux selon l'éloignement de l'insecte par rapport à la source)*.

Cette même explication est, a fortiori, valable lorsque la tête n'est recouverte que d'une simple couche de peinture noire, puisque, dans ce cas, des surfaces importantes sont laissées intactes.

A l'opposé, dans l'expérience d'illumination partielle (2.1 b), la faible puissance de la source employée (40 lux) permet une pénétration transcrânienne (qui explique la réponse positive des sujets à yeux et ocelles détruits, v. Tableau XV), mais n'autorise pas une diffusion interne, dans la tête, du flux reçu par le thorax et l'abdomen.

En résumé, les résultats présentés jusqu'à ce point permettent de conclure que :

- (i) la photoréception de la commande lumineuse synchronisatrice peut s'opérer sans le concours des yeux ni des ocelles (1.1 e; 1.3). et autorise l'hypothèse que :
- (ii) la photoréception se fait par l'intermédiaire d'une structure contenue dans la tête.

La vérification expérimentale de cette hypothèse fait l'objet des points 2.2 et 2.3, ci-après.

* En effet, si l'on éclaire un insecte de manière que le rayonnement n'atteigne que le thorax et l'abdomen (en plaçant par exemple l'animal dans un cylindre que traverse un faisceau lumineux, la tête émergeant au travers d'un diaphragme opaque), on constate à partir d'un éclairement de l'ordre de 1 200 lux, une luminescence orangée, très perceptible à l'obscurité, de toute la masse du crâne. La lumière pénétrant dans les régions situées en arrière de la tête n'est donc aucunement arrêtée par la densité optique des tissus et peut, à coup sûr, atteindre par l'intérieur la plupart des organes contenus dans la capsule céphalique.

2.2 EXPERIMENTATION CONCERNANT LE ROLE PHOTORECEPTEUR DU CERVEAU

2.2 a Les bases de l'hypothèse et la méthodologie

Les conclusions qui précèdent conduisent à rechercher au niveau céphalique la structure apte à assurer la réception de la commande lumineuse. Deux raisons justifient l'hypothèse que le cerveau pourrait remplir ce rôle.

- (i) D'une part, en dehors des yeux et des ocelles, aucun organe photosensible n'a jamais été décrit chez les Orthoptères^{*} ;
- (ii) d'autre part, l'existence d'une sensibilité du cerveau au stimulus lumineux transmis au travers du tégument a été parfaitement établie chez quelques Lépidoptères et chez un Aphide (v. Tableau 3, en Annexe).

S'il est vrai qu'une telle fonction sensorielle n'est connue que sur quelques exemples, dont aucun d'ailleurs ne concerne les rythmes d'activité, rien n'autorise pour autant à rejeter une hypothèse dans laquelle le rôle photorécepteur du cerveau pourrait exister chez d'autres espèces, et commander un phénomène autre que la diapause.

Sur le plan méthodologique, ce type d'investigation implique que l'illumination se fasse de manière ponctuelle afin que, le corps entier demeurant à l'obscurité, le cerveau soit seul soumis au cycle d'éclairement choisi.

Les conditions très strictes qu'impose l'expérience (faisceau de lumière de très faible diamètre ne donnant lieu à aucune diffusion parasite avant sa pénétration, fixité du point d'incidence) rendent nécessaire l'immobilisation de l'animal d'une façon telle que la manifestation de l'activité

* Chez plusieurs Blattes, par contre, on a récemment reconnu l'existence de formations dont la structure rappelle celle des ocelles. Il s'agit des "organes photorécepteurs tégumentaires", situés sur le vertex, et des "organes para-ocellaires" accolés aux deux ocelles. Les nerfs issus de ces structures possèdent des relations synaptiques avec les nerfs cérébro-cardiaques I et IV, qui suggèrent l'existence d'un réflexe "photo-neuro-endocrinien" (BROUSSE-GAURY, 1967, 1968, 1969).

ne s'en trouve pas altérée. Ces conditions sont satisfaites par l'emploi des guides de lumière (GDL) et par le recours à une technique particulière de contention (v. Partie 1, 1.2 b et Fig. 63).

Comme précédemment, le test est la capacité de synchronisation sur le cycle d'éclairement ($L D_n$ et $L D_i$).

2.2 b Résultats

L'analyse porte sur les réponses de 22 insectes (normaux ou à yeux et ocelles détruits) enregistrés pendant 584 jours, soit une durée d'expérience moyenne de 26,5 jours par individu.

(i) Insectes à yeux et ocelles intacts (12).

Sur un ensemble de 21 tests, on observe, en réponse à l'illumination ponctuelle du cerveau, 17 cas de synchronisation manifeste, tant sur $L D_n$ que sur $L D_i$ (Fig. 64), 2 cas d'activité rythmique où l'entraînement par le cycle d'éclairement n'est pas évident, et, enfin, 2 réponses en libre cours.

Le temps nécessaire pour que l'inversion du rythme soit établie de façon stable, va de 24 à 96 h.

Réponse en $L D_n$ (11 tests)		Réponse en $L D_i$ (10 tests)	
synchronisation	8	synchronisation	9
réponse incertaine	1	réponse incertaine	1
libre cours	2		

(ii) Insectes à yeux et ocelles détruits (10).

Soumis aux mêmes conditions, les animaux dont les yeux et les ocelles ont été détruits avant la mue imaginale répondent de façon toute différente. En effet, la dis-

tribution de l'activité telle qu'elle apparaît dans une série de 14 enregistrements ($L D_n$ et $L D_i$), n'offre pas d'exemples certains d'une synchronisation sur le cycle d'éclairement (Fig. 65). Dans quelques cas (v. Tableau XVI), la période demeure bien égale à 24 h, mais le temps d'activité présente avec L et D une relation de phase trop instable pour que l'on puisse conclure à une action synchronisatrice du cycle.

Cependant, en remplaçant l'illumination ponctuelle du cerveau par celle du corps entier (éclairement = 40 lux), les mêmes insectes, toujours en contention, répondent par une activité synchrone dans 9 tests sur 12.

INS. N°	ESPECE	NIVEAU DE DESTRUCTION DES L. OPT.		GUIDE DE LUMIERE		CONTROLE : ILLUMINATION G^{le}		LUEUR
		Y_g	Y_d	$L D_n$	$L D_i$	$L D_n$	$L D_i$	
1	E	5	5	$T < 24 h$	$T = 24 h$	?	?	+
2	B			$T = 24 h$	$T = 24 h$	+, +		+
3	E	5	4		$T = 24 h$	+		
4	E	7	7	$T = 24 h$				+
5	B	4	4		$T < 24 h$	+	+	+
6	B	4	4	$T < 24 h$	$T < 24 h$		+	0
7	E	4	4	arythm.				+
8	E			arythm.		arythm.		0
9	B	4	6	arythm.	arythm.		+	+
10	B	5	5		?	+, +		0

TABLEAU XVI - Distribution temporelle de l'activité chez des sujets à yeux et ocelles détruits avant la mue imaginaire, soumis à l'éclairement ponctuel du cerveau par guide de lumière ; contrôle : illumination générale du corps (40 lux).

On observe 4 types de réponses : N° 1 à 4, période égale à 24 h (sans corrélation de phase entre l'activité et le cycle d'éclairement) ; N° 5 et 6, période différente de 24 h (libre cours) ; n° 7 à 9, activité arythmique ; n° 10, réponse incertaine. On notera que la plupart des animaux soumis au test de contrôle synchronisent sur le cycle d'éclairement (+). Dans la colonne LUEUR sont indiqués les cas où l'éclairement par le guide de lumière a donné lieu à une luminescence de la tête (v. 2.2 c). B = biterrensis ; E = ephippiger.

(iii) Eclairement du cerveau implanté

Nous avons précédemment signalé qu'un implant de cerveau n'entraînait pas une prise de rythme chez un sujet à activité apériodique (v. Partie 3, Ch. 1, 2.2 b). Quelques essais ont été faits où le cerveau était, non pas logé en profondeur, mais glissé sous le tégument débarrassé de sa couche pigmentaire, ou encore éclairé au moyen d'un guide de lumière (v. Partie 1, 2.2 c). Les résultats obtenus montrent que ces implants éclairés n'entraînent pas la synchronisation de l'activité sur le cycle d'éclairement auquel ils sont soumis (Fig. 66).

2.2 c Conclusions

Des résultats qui viennent d'être analysés, on peut conclure que :

- (i) l'illumination ponctuelle du cerveau par guide de lumière est suffisante pour entraîner la synchronisation de l'activité sur le cycle $L D_n$ ou $L D_i$ chez les sujets qui possèdent des yeux et des ocelles intacts ;
- (ii) par contre, les réponses données par les animaux chez qui ces mêmes photorécepteurs ont été détruits ne contiennent aucune marque d'un entraînement de l'activité par le cycle d'éclairement auquel est soumis le cerveau. On est donc conduit à admettre que :
 - a - en (i) une structure photoréceptrice a été efficacement touchée par le rayonnement issu du guide de lumière, qui, par contre, ne l'a pas atteinte en (ii) ;
 - b - l'opposition des réponses observées oblige à rejeter l'hypothèse d'une photoréception par le cerveau, ce dernier se trouvant pareillement illuminé dans l'un et l'autre cas ;
 - c - la seule différence entre (i) et (ii) est la présence ou l'absence des yeux et des ocelles, ainsi :

- c_1 - ces organes ont effectivement fonctionné comme photorécepteurs dans les conditions de l'expérience (ii) ;
- c_2 - ces conditions impliquent que les yeux ou (et) les ocelles ont reçu la commande lumineuse synchronisatrice "par l'intérieur".

Les propositions a et b sont immédiatement acceptables puisqu'elles ne contredisent aucune des conclusions auxquelles nous sommes déjà parvenus dans ce second chapitre. Les propositions c_1 et c_2 , par contre, peuvent paraître plus paradoxales. Cependant, on retiendra que la participation des yeux ou (et) des ocelles, impliquée par c_1 n'est pas en opposition avec les résultats précédemment développés, puisqu'il n'a jamais été démontré que ces organes, lorsqu'ils sont présents, ne sont pas effectivement employés. Le point le plus intéressant est cependant c_2 , dans lequel on trouve une donnée nouvelle (qui n'infirme d'ailleurs pas celles antérieurement acquises) selon laquelle ces mêmes photorécepteurs sont capables de percevoir le rayonnement diffusé dans la masse du crâne, par conséquent, de répondre à un stimulus dont la voie de pénétration n'est pas orthodoxe. La transparence du milieu est d'ailleurs compatible avec le déroulement d'un tel processus; en effet, la diffusion interne de la lumière transmise par le guide de lumière est suffisante pour provoquer une luminescence rougeâtre de la tête, nettement perceptible dans la plupart des cas (v. Tableau XVI et cf. note infra paginale 2.1 e).

Au total, et pour acceptable qu'il soit, cet ensemble de conclusions ne rend compte que d'une partie des faits observés.

En effet, il a été établi antérieurement que :

- a' - dans les conditions d'éclairement général, ou limité

à la tête seule, la destruction des yeux et des ocelles n'altère pas la capacité de synchronisation des sujets chez qui elle a été pratiquée (1.1 e, 1.2 c) ;

b' - le test de contrôle de l'expérience "guide de lumière" consistant à remplacer l'illumination ponctuelle du cerveau par une illumination générale du corps entier, donne 9 cas sur 12 de réponses synchronisées chez les sujets à yeux et ocelles détruits (Tableau XVI).

Il apparaît ainsi qu'il existe nécessairement une structure céphalique capable d'assurer la photoréception en l'absence des yeux et des ocelles.

Les données expérimentales dont nous disposons jusqu'à maintenant montrent sans doute que cette structure n'est pas le cerveau, mais ne donnent pas pour autant d'indications sur ce que pourrait être sa nature ou sa situation précise.

Il est donc clair qu'une hypothèse complémentaire s'impose. L'exposé de cette hypothèse et le contrôle de sa validité font l'objet du point suivant.

2.3 POSSIBILITE D'UNE PHOTORECEPTION PAR LE GANGLION SOUS-OESOPHAGIEN ?

2.3 a Hypothèse

- (i) Le fait que la synchronisation s'opère, chez des sujets à yeux et ocelles détruits, lorsque le corps entier est éclairé, mais non lorsque l'illumination est limitée au cerveau, indique que la structure photoréceptrice est située en un point que la lumière ne peut alors atteindre.
- (ii) Compte tenu du phénomène de diffusion observé dans ce type de situation, une telle structure doit être assez éloignée du cerveau, ou s'en trouver séparée par un organe formant écran.

- (iii) Le ganglion sous-oesophagien, dans la position qu'il occupe sous le tube digestif, satisfait, dans l'ensemble, à ces conditions.

2.3 b Résultats

L'illumination ponctuelle du ganglion sous-oesophagien par guide de lumière, faite selon une technique comparable à celle employée pour le cerveau (v. Partie 1, 1.2 b et Fig. 67), a été appliquée à un ensemble de 13 insectes (ephippiger et biterrensis) enregistrés pendant une durée totale de 486 jours, soit 37 jours en moyenne par individu.

- (i) Insectes à yeux et ocelles intacts (4).

Sur un total de 8 tests, on note :

Réponse en L D _n (3 tests)		Réponse en L D _i (5 tests)	
synchronisation	1	synchronisation	1
T #24 h	1	T #24 h	1
T < 24 h	1	T < 24 h	2
		réponse incertaine	1

La Fig. 68 montre un exemple d'activité synchronisée sur L D_n et sur L D_i. Dans l'expérience de contrôle où les animaux sont soumis au cycle L D, non plus au moyen du guide de lumière, mais par une illumination générale du corps (éclairage : 40 lux), on observe une activité synchrone, tant sur L D_n que sur L D_i, dans 6 tests sur 6.

- (ii) Insectes à yeux et ocelles détruits (9).

Sur un ensemble de 18 enregistrements (L D_n et L D_i), on ne relève qu'un seul exemple où se soit peut-être manifestée une synchronisation (insecte n° 1), mais dans les autres cas, les animaux répondent de façon arythmique,

ou avec une période inférieure à 24 h. (Le détail des résultats figure dans le Tableau XVII où l'on peut remarquer que l'illumination générale du corps (éclairage : 40 lux) entraîne la synchronisation 5 fois sur 7.

INS. N°	ESPECE	NIVEAU DE DESTRUCTION DES L. OPT.		GUIDE DE LUMIERE		CONTROLE : ILLUMINATION GEN ^{le}		LUEUR
		Y _g	Y _d	L D _n	L D _i	L D _n	L D _i	
1	B	6	6	?	?	+		+
2	B	4	4	T < 24 h	T < 24 h	+		0
3	B	6	4	T < 24 h	T < 24 h	+		+
4	B	4	5	arythm.	arythm.	+		
5	B	4	4	arythm.	arythm.	?		0
6	E	4	7	arythm.	arythm.		arythm.	+
7	E	7	7	arythm.	arythm.		+	
8	B	7	7	arythm.	arythm.			0
9	E	7	7	arythm.	arythm.			+

TABLEAU XVII - Distribution temporelle de l'activité chez des sujets à yeux et ocelles détruits avant la mue imaginale, soumis à l'éclairement ponctuel du ganglion sous-oesophagien par guide de lumière ; contrôle : illumination générale du corps (40 lux). Dans la colonne LUEUR sont indiqués les cas où a été notée une luminescence de la tête (v. 2.2 c). B = biterrensis ; E = ephippiger.

2.3 c Conclusions

Si les résultats de l'expérience d'illumination ponctuelle du ganglion sous-oesophagien n'autorisent pas à retenir l'hypothèse particulière d'une photoréception s'exerçant à ce niveau, les réponses fournies dans les conditions d'éclairement général du corps constituent une nouvelle confirmation de celles précédemment observées. Ainsi, même

en ne permettant pas d'en préciser l'identité, ces données contribuent cependant à renforcer le caractère vraisemblable de l'existence d'un second système photorécepteur.

2.4 CONCLUSIONS SUR LE PROBLEME GENERAL DE LA PHOTORECEPTION

Au terme de ce travail, quelques points valent d'être soulignés.

Tout d'abord, et sur un plan général, il est manifeste que, dans le cadre des études biorythmiques, le problème de la photoréception a été négligé par la plupart des auteurs (puisque'on ne relève qu'un seul travail fondé sur une expérimentation approfondie, v. plus loin), ou traité de manière superficielle. Ainsi, une complexité réelle - que contribue à révéler la présente recherche - s'est-elle trouvée masquée.

En second lieu, et sur le plan des résultats, il apparaît clairement que les réponses fournies par l'Ephippigère aux diverses situations expérimentales constituent un ensemble cohérent qui implique l'existence d'un double système de photoréception, l'un requérant la participation des voies optiques normales, l'autre reposant sur le jeu d'une structure extraoculaire* que les données de l'expérience conduisent à localiser dans la tête. Si le jeu exclusif du second système est bien établi par le résultat des nombreux tests dans lesquels le premier se trouve détruit, il semble cependant que ce soit là une modalité propre à ce type de situation. Les yeux (et les ocelles ?) paraissent en effet assurer la réception de la commande lumineuse lorsqu'ils sont présents (cf. illumination du cerveau par guide de lumière chez des sujets intacts). Ainsi, la structure photoréceptrice "secondaire" n'exercerait-elle qu'un rôle de suppléance.

Un troisième point mérite aussi une attention particulière. Il concerne la possibilité que révèle le système oculaire de fonctionner sous l'effet d'une excitation lumineuse qui l'atteint "par l'intérieur". Un semblable mode de fonctionnement (également reconnu

* Plus précisément, une structure autre que les yeux, les ocelles, le lobe et le tractus optiques.

chez Leucophaea maderae, v. plus loin), outre l'intérêt qu'il peut présenter sur le plan de la physiologie sensorielle, conduit à réviser la signification que l'on doit accorder aux résultats acquis après le simple dépôt d'un produit opaque sur les yeux, les ocelles ou la tête entière. De plus, expérimentalement établie pour les voies optiques normales, et logiquement impliquée dans le cas de la structure photoréceptrice secondaire, cette capacité "photo-intéroceptive" amène à élargir la signification et l'importance biologique du facteur lumineux dans l'environnement de l'Insecte. Il convient en effet de garder présent à l'esprit que, dans bien des cas, le tégument et les tissus de l'Insecte n'ont pas - ainsi que nous l'avons constaté - une densité optique suffisante pour s'opposer à une pénétration en profondeur de la lumière, phénomène dont l'importance physiologique ne peut être a priori négligée. Spontanément admise pour les micro-Arthropodes, cette notion mérite sans doute un plus large domaine d'application.

Cela étant, il demeure que cet ensemble de résultats et de considérations n'autorise qu'une connaissance encore bien incomplète des mécanismes qui permettent la réception de la commande lumineuse synchronisatrice. Si la technique de l'éclairement ponctuel par guide de lumière et la méthode de contention employées ici ont rendu possible la création de situations expérimentales à défaut desquelles certains aspects du phénomène n'auraient pu être révélés, si la méthode de quantification de l'activité a permis de faire apparaître l'existence d'une modulation périodique (c'est-à-dire un rythme) dans une activité continue (1.2 a, 1.2 b), le recours à d'autres modes d'investigation paraît néanmoins nécessaire à l'avenir. C'est ainsi que l'étude de l'activité électrique du cerveau soumis à l'action de la lumière et la recherche de la sensibilité spectrale de l'animal privé de ses yeux et de ses ocelles (suivie de celle du pigment responsable), permettraient vraisemblablement un nouveau progrès dans la compréhension du phénomène.

Les données dont on dispose actuellement sur la nature des voies par lesquelles est reçue et circule l'information lumineuse se résument essentiellement à celles qu'ont apporté NISHIITSUTSUJI-UWO et PITTENDRIGH (1968) à propos de Leucophaea maderae. Nous les avons déjà exposées en partie dans ce qui précède (1.1 g, 1.2 d) et nous retiendrons ici que, si les conclusions de ces auteurs diffèrent des nôtres pour ce qui est du rôle photorécepteur reconnu aux yeux et de l'importance accordée au lobe optique (v. critique en 1.2 d), elles leurs sont, en revanche, très conformes par le fait qu'elles retiennent le principe d'un fonctionnement de l'oeil sous l'action de la lumière transmise au travers du tégument adjacent et qu'elles excluent la possibilité d'une photoréception par le cerveau.

Sur ce dernier point cependant, on ne peut s'en tenir, sans autre commentaire, au simple énoncé des conclusions qu'autorisent les données de l'expérience : les résultats apportés par ces auteurs, joints à ceux que nous avons développés ici ne peuvent suffire à fonder définitivement la notion d'une non-participation du cerveau à la réception de la commande lumineuse synchronisatrice. On doit en effet rappeler qu'à partir de l'étude d'un phénomène différent : la régulation photopériodique de la diapause, la sensibilité de ce centre nerveux à la lumière a été démontrée de la façon la plus probante, en particulier dans les travaux de SHAKBAZOV (1961), LEES (1964), WILLIAMS et ADKISSON (1964), CLARET (1966), KATO (1967), TRUMAN et RIDDIFORD (1970) (v. en Annexe le Tableau 3).

Le problème est donc de savoir si le cerveau n'exerce cette fonction sensorielle que chez certaines espèces et à des stades particuliers du développement (chrysalide en particulier), ou si, au contraire, la photosensibilité cérébrale, plus largement répandue, fait partie de certains processus physiologiques (diapause), mais n'intervient pas dans d'autres rythmes). Ce n'est qu'après une investigation systématique, à peine entreprise aujourd'hui, qu'une réponse pourra valablement être donnée.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Ce travail, qu'il convient de replacer dans l'ensemble de ceux menés sur le même thème, suggère quelques considérations en même temps qu'il permet de dresser un bilan.

Nous avons cru bon, en Introduction, de rappeler que les rythmes d'activité chez l'Insecte constituaient un domaine de recherche dans lequel beaucoup restait à faire. On aura pu se convaincre, à la lecture des rubriques "Données actuelles", que cette appréciation était objectivement fondée et qu'au terme d'une vingtaine d'années d'études, les bases organiques et physiologiques des phénomènes rythmiques demeuraient encore très peu apparentes.

Si nous avons pleinement conscience que la contribution apportée ici à la connaissance des activités circadiennes laisse encore dans l'ombre bien des aspects du problème, il semble cependant que l'on puisse s'arrêter ou revenir sur quelques points d'intérêt général, à propos de la méthodologie, des résultats et des hypothèses, de l'importance et de l'avenir enfin de cette direction de recherche.

LA METHODOLOGIE

La place accordée à l'exposé des méthodes dans la première Partie se justifie plus clairement maintenant que, par divers exemples, nous avons pu voir comment leur insuffisance était à l'origine de certains résultats incertains. En particulier, nous pensons avoir montré que tout système de mesure de l'activité ne donnant pas une expression en deux dimensions (amplitude et temps) ne permettait de caractériser comme rythmiques que les seuls phénomènes présentant une nette alternance des

temps de repos et d'activité. Or, il est évident que la périodicité peut tout autant se marquer par la modulation d'amplitude régulière d'une activité continue. Ce type de traduction quantitative qui nous a permis de constater la persistance de la synchronisation sur le cycle L D après élimination complète des voies optiques (et, par conséquent, de révéler l'existence d'une sensibilité extraoculaire), autorise aussi à révoquer en doute les interprétations contraires de quelques auteurs, pour la raison qu'elles reposent sur des résultats acquis par une méthode de simple transcription graphique.

Ainsi, le recours à une technique d'enregistrement élaborée, loin d'être un raffinement gratuit, apparaît au contraire comme le moyen indispensable à l'acquisition de données nouvelles. Pareillement, cette méthode quantitative pouvait seule autoriser l'analyse mathématique des résultats et la détermination objective d'un paramètre aussi fondamental que la période.

Un autre aspect de la méthodologie dont il a paru nécessaire de souligner l'importance concerne l'examen critique des résultats et des protocoles. Nous avons vu en effet, lors de l'étude de l'activité de la pars intercerebralis, comment, par leur principe même, certaines mesures ne pouvaient conduire qu'à des conclusions douteuses.

Enfin, si la technique de l'éclairement ponctuel par guide de lumière, appliquée à des sujets soumis à une contention peu contraignante (comme celle obtenue ici), a effectivement permis d'aller plus au fond des processus de photoréception, il semble que cette même technique soit susceptible d'un emploi plus large, à propos d'insectes et de types d'activité autres que ceux auxquels nous nous sommes attaché.

LES DONNEES ACQUISES ET LES HYPOTHESES

Rythme d'activité ou rythme et activité ? Le plus souvent, l'activité périodique a été considérée comme un tout sans que l'on se soit particulièrement préoccupé de savoir si l'on avait affaire à un "générateur" donnant naissance à l'activité, d'une part, et à un "oscillateur" lui imposant un découpage temporel, d'autre part, ou si, au contraire, les deux composantes "activité" et "périodicité" étaient confondues dans leur origine.

La considération de certaines données expérimentales produites ici permet, semble-t-il, d'accréditer la première hypothèse, du moins dans le cas de l'Ephippigère. En effet, alors que la quantité d'activité montre de sensibles fluctuations journalières et individuelles dans des conditions d'éclairement cyclique identiques, et qu'elle accuse fortement le contrecoup de tous les événements qui retentissent sur l'état physiologique : mue imaginaire, copulation, destruction partielle du système endocrinien ou photorécepteur, jeûne (dans le cas de l'activité locomotrice), le rythme, à l'inverse, garde au travers de toutes ces situations, une stabilité très remarquable. La notion d'une indépendance des processus réglant la manifestation de l'un et de l'autre paramètre, qui se dégage logiquement de cet ensemble de constatations, se trouve renforcée par le résultat des expériences de section de la chaîne ventrale. Celles-ci montrant que sous l'effet d'une stimulation périphérique, les ganglions thoraciques isolés in situ, sont capables à eux seuls de coordonner l'acte stridulatoire, il semble que, si un centre de commande de l'activité est peut-être contenu à ce niveau, le centre oscillateur n'y est en tout cas pas présent. La possibilité de sa localisation dans les lobes optiques étant expérimentalement exclue dans le cas de l'Ephippigère, c'est finalement dans le cerveau que les diverses combinaisons de sections de la chaîne nerveuse conduisent à situer la commande temporelle de l'activité. Cette hypothèse est du reste la base sur laquelle ont été entrepris ici les premiers essais visant à rechercher la possibilité d'une variation périodique de sensibilité du cerveau à la stimulation électrique.

Le caractère circadien et ses conséquences. Le résultat des nombreux enregistrements réalisés en conditions constantes (L L ou D D) appellent aussi quelques commentaires.

Sur un plan descriptif, tout d'abord, il est clair que leur absence d'uniformité (période inférieure ou supérieure à 24 h, arythmie), fait que les réponses données à ce type de conditions ne peuvent être prises comme l'expression d'une règle telle que celle énoncée par ASCHOFF. Les auteurs qui ont pareillement procédé à des enregistrements de longue durée sur un échantillon important, parviennent d'ailleurs à cette même conclusion. Toutefois, le nombre des exemples où une périodicité se trouve nettement établie, est suffisant pour que le rythme d'activité stridulatoire de l'Ephippigère puisse, sans équivoque, être qualifié de circadien.

Plus fondamentalement, le maintien de cette périodicité lorsque est supprimée toute action synchronisatrice extérieure prouve l'existence d'un oscillateur capable d'un fonctionnement autonome ; il est d'ailleurs intéressant de noter que, chez l'Ephippigère, un même système détermine la période des activités stridulatoire et locomotrice en libre cours. Dès lors se pose la question de la nature et du principe de fonctionnement de cet oscillateur. Nous avons pu montrer qu'il était physiquement (et peut-être aussi physiologiquement) possible qu'une induction se réalise au cours de la vie embryonnaire, mais à supposer qu'il en soit bien ainsi, le problème n'est pas pour autant résolu, et pas plus les données dont nous disposons ici que celles contenues dans la littérature ne laissent entrevoir le début d'une réponse à cette interrogation capitale.

Cela étant, on admettra qu'un abord méthodique du problème impose de rechercher l'explication, d'abord au niveau de l'activité synchronisée sur le cycle L D, puisqu'on dispose là d'un point de départ particulièrement solide : la relation de causalité évidente qui lie la période du cycle à celle de la distribution temporelle de l'activité. Nous avons exposé les raisons pour lesquelles cette synchronisation pouvait reposer sur un mécanisme de nature humorale, et, de fait, la vérification expé-

rimentale entreprise montre que l'hypothèse paraît recevable.

Quelques auteurs se sont également arrêtés à la notion d'une commande véhiculée par le milieu intérieur, mais il est certain que si les arguments logiques sont convaincants, les preuves expérimentales font par contre défaut, au moins chez les Insectes. En effet, tant dans le cas de l'Ephippigère que dans celui d'autres espèces, il n'apparaît pas que le système endocrinien (impliqué de façon plausible dans ce type de mécanisme) prenne une part déterminante dans les processus physiologiques qui règlent le caractère périodique de l'activité. Si les choses sont nettes en ce qui concerne les corpora allata et cardiaca, on ne peut cependant exclure complètement la possibilité d'un rôle de la pars intercérébralis, mais, comme nous l'avons souligné, l'effet observé peut être autant la conséquence d'une perturbation du métabolisme que le signe d'une réponse spécifique. Il est d'ailleurs assez remarquable que le recours aux techniques de destruction et d'implantation qui se sont révélées si fructueuses dans l'étude de la mue et de la diapause, n'ait jamais conduit à des résultats probants dans le cas des rythmes d'activité. En cela, nos propres données confirment pleinement celles des autres auteurs et l'ensemble incite à considérer que les processus qui composent le déterminisme physiologique des activités périodiques se situent à un niveau de complexité qui, manifestement, ne donne pas prise aux méthodes "classiques" d'investigation.

La photoréception du synchronisateur L D. Une complexité au moins égale apparaît, chez l'Ephippigère, à propos des structures photoréceptrices. On est en effet amené à la conclusion que si les yeux et les ocelles ont effectivement un rôle photorécepteur lorsqu'ils sont présents, leur élimination complète, de même que la destruction des voies optiques profondes (lobe et tractus) modifie certes le profil de l'activité, mais ne parvient cependant pas à empêcher son expression rythmique. S'impose donc comme une évidence, l'existence d'un second système de photoréception que l'expérience conduit à localiser dans la tête. Les données du problème sont donc parfaitement claires et le

lieu de sa solution nettement défini. Or, les résultats d'une expérimentation approfondie n'autorisent pas à conclure que le cerveau (photorécepteur secondaire "possible") tient ici le rôle qu'on lui a reconnu dans quelques cas, à propos de l'induction photopériodique de la diapause. Le ganglion sous-oesophagien ne paraissant pas davantage impliqué, on serait tenté de dire que ce qui n'était au départ qu'un problème, devient finalement une énigme ...

Sans doute cette recherche sur les voies par lesquelles agit la commande lumineuse synchronisatrice ne perpétue-t-elle pas de rapporter les processus en cause au jeu d'une structure précise, mais elle conduit pour le moins à révéler que la nature de cette composante importante du phénomène biorythmique reste à approfondir, et que certains résultats procédant d'une méthodologie critiquable doivent être reconsidérés. On notera au passage que l'existence d'une photoréception extraoculaire est également impliquée chez divers Vertébrés inférieurs, sans que le site en soit précisément connu.

L'IMPORTANCE THEORIQUE ET PRATIQUE DES RECHERCHES BIORYTHMIQUES CHEZ L'INSECTE

Souvent, ce que nous ne regardions que comme curieux, tient de bien près à l'utile ; souvent quand l'utile est découvert, on voit que ce qui ne semblait que de pure curiosité, nous a conduit à le découvrir.

REAUMUR, Mémoires, 1734, I, 10

De cette importance sur le plan fondamental, il n'est pas nécessaire de débattre longuement : les rythmes d'activité chez les Insectes - et il en va de même chez les Vertébrés - constituent une manifestation vitale d'un caractère tout à fait général dont les formes qu'elle peut prendre ont été amplement décrites et les rapports avec les facteurs extérieurs précisément établis ; à l'opposé, le déterminisme physiologique en demeure jusqu'à maintenant à peu près impénétrable. Il semble

qu'une telle situation constitue une motivation très suffisante à la poursuite des recherches si, à contre-courant de certaines tendances, on considère que l'accroissement des connaissances n'est pas une justification mineure de la Science.

Cela étant, les incidences pratiques de toute recherche fondamentale méritent un égal intérêt. S'il est vrai que, pour le moment, les études biorythmiques n'ont pas débouché sur des applications spectaculaires, elles n'en ont pas moins permis des constatations d'une importance certaine sur le plan des applications. Ainsi, la réponse de l'organisme aux agents pharmacodynamiques ou toxiques a révélé des variations, parfois considérables, au long de la période de 24 h. Ce sujet, dont l'étude est en train de se développer largement chez l'Homme et les Vertébrés, commence à peine d'être effleuré chez les Insectes. Cependant, on a déjà pu noter que, par exemple, l'effet léthal de divers pesticides n'était pas uniforme dans la journée (v. en Annexe, Tableau 2), mais qu'il présentait au contraire une variation rythmique. On entrevoit immédiatement le parti qui peut être tiré de telles observations, le choix judicieux du moment d'application d'un traitement permettant l'emploi d'une dose minimale de produit pour obtenir l'effet recherché.

Pareillement, on sait que l'état de diapause est généralement induit par le raccourcissement du temps de lumière (jours courts) par rapport au temps d'obscurité, et il est expérimentalement facile de prévenir la diapause en maintenant des jours longs. Intentionnellement donnée une "supplémentation" lumineuse, en empêchant l'insecte d'entrer avant l'hiver dans cet état protecteur qu'est la diapause, le pousse finalement à un "suicide écologique". Sur un plan économique, ce simple allongement du jour au moyen de sources artificielles est évidemment peu satisfaisant, et c'est là que la connaissance des rythmes peut apporter une solution. On sait en effet, sur de nombreux exemples, que la capacité de réponse photopériodique présente une variation cyclique, et qu'ainsi, le même effet (non entrée en diapause) peut être obtenu par une illumination de quelques minutes à un moment donné de la nuit où la sensibilité est maximale. Des études récentes ont de plus montré que l'emploi de la lumière blanche n'était pas indispensable, et que pour des niveaux énergétiques incomparablement moins élevés, certaines bandes spectrales étaient pareillement efficaces. Plus empiriquement, on a pu aussi constater

qu'en coupant la nuit par deux temps de lumière de 15 mn, il était possible de réduire le taux de croissance d'insectes sans diapause (Blattes), voire d'augmenter la mortalité*.

Sur la base de ces tout premiers résultats, les recherches biorythmiques paraissent donc à même de fournir à la lutte biologique un nouvel arsenal de méthodes dont l'intérêt justifie certainement une large exploration.

L'AVENIR

Le caractère ardu du problème explique sans doute que le bilan des connaissances soit, à son sujet, vite dressé ; encore faut-il s'interroger sur les raisons de cette situation.

Sur un plan conceptuel d'abord, il n'est pas douteux que la tentative de découvrir la structure où est "matérialisée" la notion d'horloge interne, a engagé la recherche dans une voie dont l'issue paraît aujourd'hui douteuse : il est peu vraisemblable que l'on puisse un jour tenir l'horloge interne au bout d'une pince. De même, il ne semble pas que le schéma expérimental simple : ablation - implantation soit encore de nature à alimenter les hypothèses de travail, quel que soit l'organe considéré : trop de données confirmées montrent que si un processus hormonal est en cause, il ne repose en tout cas pas sur le jeu d'une seule structure endocrine.

Sur un plan méthodologique, nous ne ferons que rappeler l'importance des procédés de traduction de l'activité. De leur précision dépend très largement la quantité d'information recueillie, donc la solidité des bases objectives sur lesquelles s'appuie l'interprétation des résultats.

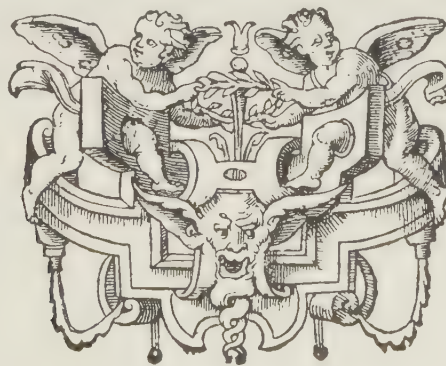
En ce qui concerne le développement ultérieur des recherches, sans doute devra-t-on tenir le plus grand compte d'un ensemble de données

* BECK (1968), BULL et LINDQUIST (1965), COLE et ADKISSON (1965), FERNANDEZ et RANDOLPH (1966), HAYES et al. (1970), NORRIS et al. (1969), POLCIK (1968), SAUNDERS et SUTTON (1969), SULLIVAN et al. (1969).

dont le nombre va sans cesse croissant : les formes d'activité où l'expérience révèle une variation périodique de grandeur (v. en Annexe, Tableau 2). Ce tableau d'une pulsation généralisée qui commence au noyau, intéresse la majorité des tissus et s'étend à diverses fonctions, doit amener un élargissement du concept de biorythmicité, et, par là, conduire à l'hypothèse générale, non d'un oscillateur "chef d'orchestre", mais plutôt d'une mosaïque d'horloges biologiques.

F I N.

*Il n'est homme parlant de diuerſes choſes , qui puiſſe ſi bien dire , que les leſteurs ſeuers,enuieux, & de mauuais vouloir, ne trouuent à redire & calumnier. Mais nous prions ceux qui de bon Zele accepteront noſtre labour, qu'ils ſupportent les fautes ſ'ils en trouuent aucunes.**



* Pierre BELON. Les observations de plusieurs singularitez et choses mémorables, trouvées en Grèce, Asie, Iudée, Egypte, Arabie, & autres pays estranges. PARIS, H. de Marnef, 1588.

A N N E X E

TABEAU I. RYTHME D'ACTIVITE LOCOMOTRICE EN CONDITIONS CONSTANTES (L L ou D D) CHEZ LES INSECTES. VALEUR DE LA PERIODE ET VALIDITE DE LA REGLE D'ASCHOFF.

Colomes : d = durée de l'enregistrement (en jours) ; n = nombre d'animaux ; T = période du rythme d'activité (en heures et minutes). Selon qu'en L D, l'animal est activité diurne ou nocturne, le signe x est porté dans la colonne L ou dans la colonne D. Lorsque les conditions expérimentales créées en permettent le contrôle, la validité de la Règle d'ASCHOFF est signalée par + (confirmation) ou - (infirmité). Une flèche verticale entre deux valeurs d'éclairement ou de période signifie que l'animal a également mesuré des points intermédiaires.

A : activité arrhythmique ; $\bar{m}$: valeur moyenne ; n : nombre d'animaux important.

ORDRE	E S P E C E	D D			L L			ACTIVITE EN L D		REGLE D'ASCHOFF	A U T E U R
		d	n	T	d	n	ECL ^T _{lux}	T	L D		
ORTHOPT.	<i>Achetia domestica</i>	38	8	24.00 (m)					x		LUTZ, 1932
		15	n	A < 24.00	15	n	160	A > 24.00	x	+	NOWOSIELSKI & PATTON, 1963
		?	?	22.00	?	?	?	# 26.00	x	+	AZARIAN & TYSCHENKO, 1963
					?	?	?	A	x		CYMBOROWSKI, 1969
		15	3	< 24.00					x (x)		CLOUDSLEY-THOMPSON, 1958
DICTYOPT.	<i>Gryllus campestris</i>	3	?	inactif	3	?	?	A	x		ODHLAMBO, 1966
	<i>Toecilocerus hieroglyphicus</i>	7	1	< 24.00(?)	7	1	?	A (?)	x		ABUSHAMA, 1968
	<i>Periplaneta americana</i>	4	?	A	4	?	270	A	x		HARKER, 1956
		> 30	n	23.45 (m)	20	6	10	# 24.30	x	+	ROBERTS, 1960, 1966
		25	75	A ≤ 24.00					x		LIPTON & SUTHERLAND, 1970
	<i>Leucophaea maderae</i>	30	n	23.15 a 24.30	10-20	7	270	24.14 (m)	x	?	ROBERTS, 1960
			10	23.41 (m)							

TABLEAU I. (Suite).

ORDRE	E S P E C E	D D			L L				ACTIVITE EN L D		REGLE D'AS- CHOFF	A U T E U R
		d	n	T	d	n	ECL ^T lux	T	L	D		
DICTYOPT.	<i>Leucophaea maderae</i>	>30	15	23.48 (m)	30	15	5	24.22		x	+	LOHMANN, 1967
	<i>Plaberus gigarticus</i>	16	1	24.00	18	?	270 1350	24.00 inactif		x	+	CLOUDSLEY, THOMPSON, 1966
	<i>R. cranifer</i>	31	12	24.17 (m)	7	n	1 ↓ 100	25.15 (m) ↓ 26.00		x	+	WOBUS, 1966
	<i>Byrsotria f. nigata</i>	30	3	24.11 (m)	30 7	1 2	270 1	24.28 25.27 (m)		x	-	ROBERTS, 1960
COLEOPT.	<i>Geotrupes stercorarius</i>	15	62	24.12 (m)						x		WARNECKE, 1966
	<i>G. silvaticus</i>	15	70	24.24 (m)	41	24	5 ↓ 425	24.20 ↓ 25.47	x		-	
	<i>G. vernalis</i>	15	57	23.28	9	3	50	24.50 (m)				
					9	4	425	25.29 (m)				
	<i>Ceratrus purpurascens</i>	5-9	3	A					x			KIRCHNER, 1964
	<i>C. nemoralis</i>	6	?	24.00(?)						x		KLUG, 1958
	<i>C. problematicus</i>				7-28	25	1,5 ↓ 55	26.00 (m) ↓ 24.20 (m)		x	-	WEBER, 1966-1967

TABLEAU I. (Suite)

ORDRE	E S P E C E	D D			L L			ACTIVITE EN L D			REGLE D'AS- CHOFF	A U T E U R
		d	n	T	d	n	ECL ^T Luc	T	L	D		
	<i>C. varcellatus</i>				7-28	22	1,5 ↓ 150	25,40 (m) ↓ 24,24 (m)	(x)	x	-	WEBER, 1966-1967
DIPT.	<i>Drosophila robusta</i>				3	12	10	24.00	x			ROBERTS, 1956
	<i>Anopheles jambuae</i>	12	9	23.00 (m)						x		JONES et al., 1967
	<i>Aedes aegypti</i>	7	25	22.30 (m)	6	36	75	26.00	x		-	TAYLOR & JONES, 1969

TABLEAU 2. ACTIVITE PERIODIQUE DES STRUCTURES ET DES FONCTIONS.

I. STRUCTURES ENDOCRINES

STRUCTURE	ESPEC	CLASSE ou ORDRE	NATURE DE LA MANIFESTATION RYTHMIQUE	M E S U R E		AGE	CONTRO- LE STA- TISTI- QUE	CONDITIONS LUMINEUSES	A U T E U R
				m é t h o d e	durée points				
PARS INTER- CLERBRALIS	<i>Agriota domestica</i>	ORTHOPT.	Synthèse de l'ARN dans les noyaux	élément marqué et autoradio- graphie	24 h	12	-	L D 12:12	CYMBOROWSKI & DUTKOWSKI, 1969
			Taille des noyaux	D x d*	24 h	12	-	L D 12:12	" , 1970
			Protéosynthèse	élément marqué et autoradio- graphie	24 h	9	+	L D 12:12	
			Neurosecrétion	A/N**	24 h	8	-	L D 12:12	
Cellules neurosecré- trices du cerveau	<i>Drosophila melanogaster</i> (imago) (larve)	DIPT.	Taille des noyaux	D x d	24 h	8	+	L D 12:12	RENSING, 1964
			Neurosecrétion	Spectrophoto- métrie	24 h	8	-	L D 12:12	
			Taille des noyaux	D x d	24 h	8	+	L D 12:12	RENSING, THACH, BRUCE, 1965
			Neurosecrétion	A/N	24 h	24	-	nat ^{lles}	KLUG, 1958
Cellules neurosecré- trices du cerveau	<i>Carabus nemoralis</i>	COLEOPT.	Présence des neu- rohormones C ₁ et D ₁	dosage biologi- que	24 h	4	-	nat ^{lles}	MOTHES, 1960
			Présence de 5-hy- droxytryptamine	dosage photo- fluorométrique	96 h	6/24	-	I. D 14:10	FOWLER & GOODNIGHT, 1966

* Taille évaluée en faisant le produit du petit diamètre par le grand.

** Rapport entre le nombre de cellules contenant des neurosecrétions (A) et le nombre total composant la pars (N).

TABLEAU 2 (Suite)

STRUCTURE	ESPECE	CLASSE ou ORDRE	NATURE DE LA MANIFESTATION RYTHMIQUE	M E S U R E			AGE	CONTRO- LE STA- TISTI- QUE	CONDITIONS LUMINEUSES	A U T E U R
				m é t h o d e	durée	Nb de points				
GANGLION SOUS OESO- PHAGIEN*	<i>Clitellaria extincta</i>	CHELEUT.	Neurosécrétion (cellules C)	Observation microscopique	24 h	4 (?)	?	-	L D 12:12	RAABE, 1966
GANGLION CEPHALO- THORACIQUE	<i>Heteromys fulvipes</i>	ARACHN. SCORPIO- NILES	Neurosécrétion (?) Effet activateur périodique du bro- yat sur l'activité électrique de la chaîne ventrale	Electrophysio.	24 h	5	?	+	nat ¹¹ es	RAO & GOPALA- KRISHNAREDDY, 1967
CORPORA ALLATA	<i>Drosophila melanogaster</i> (imago)	DIPT.	Taille des noyaux	D x d	24 h	8	3-5 j	+	LD 12:12	RENSING, 1964 1965
	(larve)		Taille des noyaux	D x d	24 h	8	6 j	+	L D 12:12	RENSING, THACH, BRUCE, 1965
	<i>Carabus nemoralis</i>	CCLEOPT.	Taille des noyaux	D x d	24 h	24	?	-	nat ¹¹ es	KLUG, 1958
	<i>Blattella germanica</i>	DICTYOPT.	Volume de la glan- de chez des sujets régénérant 1 patte	?	120h	6/24	st.1	-	L L (?)	O'FARRELL & al., 1960
	<i>Pieris brassicae</i> (larve)	LEPIDOPT.	"Volume"	Nombre de cou- pes contenant l'organe	24 h	7	st.2	-	L D 12:12 16:8	BRUNNING & JOERRENS, 1962
CORPORA CARDIACA	<i>Drosophila melanogaster</i> (imago)	DIPT.	Taille des noyaux	D x d	24 h	8	3-5 j	-	L D 12:12	RENSING, 1965 1967

* Chez *Periplaneta americana* (BRADY, 1967), *Carabus nemoralis* (KLUG, 1958) et *Acheta domesticus* (CYMBOROWSKI et DUTKOWSKI,

1970), l'activité neurosécrétoire du ganglion sous-oesophagien ne présente pas de caractère périodique.

TABLEAU 2 (Suite)

STRUCTURE ou FONCTION	ESPECE	CLASSE ou ORDRE	NATURE DE LA MANIFESTATION RYTHMIQUE	M E S U R E		AGE	CONTRO- LE STA- TISTI- QUE	CONDITIONS LUMINEUSES	A U T E U R
				m é t h o d e	durée	Nb de points			
GLANDE PRO- THORACIQUE	<i>Drosophila melanogaster</i> (larve)	DIPT.	Taille des noyaux	D x d	24 h	8	+	L D 12:12	RENSING, THACH, BRUCE, 1965
	<i>Blatella germanica</i>	DICTYOPT.	Volume chez des sujets régénérant une patte	?	120h	6/24	-	L L (?)	O'FARRELL, 1960
PROCTODEUM	<i>Ostrinia nubilalis</i> (larve en diapause)	LEPIDOPT.	Neurosécrétion (proctodone) des cellules épithé- liales	Fluorescence	24 h	24	+	L D 12:12	BECK, 1964 BECK et al., 1965

II. S T R U C T U R E S O U F O N C T I O N S N O N E N D O C R I N E S

STRUCTURE ou FONCTION	ESPECE	CLASSE ou ORDRE	NATURE DE LA MANIFESTATION RYTHMIQUE	M E S U R E		AGE	CONTRO- LE STA- TISTI- QUE	CONDITIONS LUMINEUSES	A U T E U R
				m é t h o d e	durée	Nb de points			
RESPIRATION	<i>Anis mellifica</i>	HYMENOPT.	Consommation de O ₂	Respiromètre	6 x 6-11j	24/24	+	?	STUSSI, HARMELIN, 1966
	<i>Romalea microptera</i>	ORTHOPT.	"	"	39 x 24 h	12/24	-	L L	FINGERMAN et al., 1958
	<i>Drosophila melanogaster</i>	DIPT.	"	"	24 h	8	-	L D 12:12	BECK, 1964
	<i>Blatella germanica</i>	DICTYOPT.	"	"	n x 24 h	n	-	L D 12:12	BECK, 1964
	<i>Spodoptera frugiperda</i> <i>Heliothis zea</i>	LEPIDOPT.	Rejet de CO ₂	Absorption infra-rouge	24 h	20/24	-	L L	LEVENGOOD, 1969

TABLEAU 2 (suite)

STRUCTURE ou FONCTION	ESPECES	CLASSE ou ORDRE	NATURE DE LA MANIFESTATION RYTHMIQUE	M E S U R E			AGE	CONTRO- LE STA- TISTI- QUE	CONDITIONS LUMINEUSES	A U T E U R
				m é t h o d e	durée	Nb de points				
COEUR HEMOLYMPHE	<i>Locusta migratoria</i>	ORTHOPT.	Rythme cardiaque	Comptage des pulsations	24 h	24	?	-	L D	ROUSSEL, 1968
	<i>Achetia domesticus</i>	ORTHOPT.	Teneur de l'hémo- lymphe en tréha- lose	Chromatographie Electrophorèse	n x 24 h	8/24	14- 18 j	+	L D 12:12	NOWOSIELSKI & PATTON, 1964
	<i>Heterome- trus julvipes</i>	ARACHN. SCORPIO- NIDES	Effet activateur périodique de l'hémolymph sur l'activité élec- trique de la chaî- ne ventrale	Electrophysio.	24 h	5	?	+	nat lles	RAO & GOPALA- KRISHNAREDDY, 1967
SYSTEME NERVEUX	<i>Achetia domesticus</i>	ORTHOPT.	Activité électri- que spontanée du protocerebrum	Electrophysio.	25 à 28 h	24	?	-	L D 4:20 L D 12:12 L D 18:6	AZARIAN & TYSCHENKO, 1969
	<i>Heterome- trus julvipes</i>	ARACHN. SCORPIO- NIDES	Activité électri- que spontanée de la chaîne ventrale	Electrophysio.	?	?	?	?	nat lles	RAO & GOPALA- KRISHNAREDDY, 1967
PIGMENTA- TION	<i>Tenebrio molitor</i>	COLEOPT.	Mouvement pigmen- taire dans les om- matidies (pupille)	Diamètre de la "pupille"	48 h	16/24	?	-	L D 12:12 L L D D	WADA & SCHNEIDER, 1968
GLANDES SALIVAIRES	<i>Drosophila melanogaster</i> (larve)	DIPT.	Taille des noyaux et des nucléoles	D x d	24 h	8	div. st.	+	L D 12:12	RENSING, 1969
CORPS GRAS	<i>Drosophila melanogaster</i>	DIPT.	Taille des noyaux	D x d	24 h	8	6 j	+	L D 12:12	RENSING, THACH, BRUCE, 1965

TABLEAU 2 (Suite)

STRUCTURE ou FONCTION	ESPECE	CLASSE ou ORDRE	NATURE DE LA MANIFESTATION RYTHMIQUE	M E S U R E		AGE	CONTRO- LE STA- TISTI- QUE	CONDITIONS LUMINEUSES	A U T E U R
				m é t h o d e	durée	Nb de points			
DEPOT DE CHITINE	<i>Schistocerca gregaria</i>	CRTHOPT.	Orientation des couches dans l'en- docuticule du tibia ₃ , différente en D et en L	Observation mi- croscopique des coupes		imago jeune		L D 12:12 D D * L L *	NEVILLE, 1965
* En D D, 1'alternance des dépôts a une période de 23 h. ; en L L, 1'alternance disparaît.									
III. O R G A N E S T I S O L E S (O. I.), C U L T U R E D E T I S S U S (C. T.)									
STRUCTURE	ESPECE	CLASSE ou ORDRE	NATURE DE LA MANIFESTATION RYTHMIQUE	M E S U R E		CONTRO- LE STA- TISTIQUE	CONDITIONS LUMINEUSES	T	A U T E U R
				m é t h o d e	durée	Nb de points			
GLANDES SALIVAIRES C.T. (10 j)	<i>Drosophila melanogaster</i> (larve)	DIPT.	Taille des noyaux	D x d	48 h	n	L D 12:12	24 h	RENSING, 1969
OEIL O. I.	<i>Aplysia californica</i>	MOLLUSCA OPISTHOB.	Activité électri- que spontanée (recueillie sur le nerf optique)	Electrophysio.	24 à 72 h	n	D D	22h30 < 24 h * 27h	JACKET, 1969
GANGLION PARIETO- VISCERAL O. I.	<i>Aplysia californica</i>	MOLLUSCA (PISTOB.	Activité électri- que spontanée	Electrophysio.	< 48 h	n	-	?	STRUMWASSER, 1965
CERVEAU INTESTIN C.T. (80 j)	<i>Leiodontomys longipes</i>	M RACHN. (PILION.	Production de 5- hydroxytryptamine	Dosage photo- fluorométrique	24 h	6	-	L D 14:10	FOWLER & GOODNIGHT, 1966

$\bar{x}_T = 22$ h 30 : préparation en eau de mer provenant de sujets préalablement gardés en L pendant 13 j.

[illegible]

La période (mesurée sur 2 j.) dépend du temps pendant lequel le sujet a été préalablement gardé en L D 12:12.

V. V A R I A T I O N P E R I O D I Q U E D E S E N S I B I L I T E

AGENT	ESPECE	CLASSE ou ORDRE	NATURE DE LA REACTION	M E S U R E		CONTRO- LE STA- TISTI- QUE	CONDI- TIONS LUMINEUSES	T	A U T E U R
				m é t h o d e	durée				
STIMULATION MECANIQUE	<i>Cerambyx cerdo</i>	COLEOPT.	Stridulation	Nombre de réponses	15 j	8/24	L D D D	24 h	TEMBROCK, 1960
LUMIERE	diverses	COLEOPT.	Réponse électrique de l'oeil à une illumination brève (flash)	Electrorétino- gramme	24 à 96 h	?	D D	24 h*	JAHN & CRESCITELLI, 1940
	<i>Dytiscus fasciatus</i>	COLEOPT.	"	"	96 h	5	D D	24 h*	JAHN & WULFF, 1940
	<i>Drosophila melanogaster</i>	DIPT.	Phototropisme	Amplitude de la réponse	72 h	8	L D 12:12	12 h	DURRWACHTER, 1957
PHEROMONE DE LA FEMELLE	divers Noctuidae	LEPIDOPT.	Vibration des ailes du mâle en réponse à la dif- fusion de la substance	% d'insectes réagissant	48 à 96 h	12/24	L D 12:12 (n et i) D D	24 h	SHOREY & GASTON, 1965
PRODUITS TOXIQUES	<i>Arctonotus grandis</i>	COLEOPT.	Effet léthal du méthylparathion	% de mortalité	36 h	8/24	L D 14:10 L D 12:12 L D 10:14	# 6 h	COLE & ADKISSON, 1965
	<i>Blattella germanica</i>	DICTYOPT.	Effet léthal du CNK " Dimétilan " Dichlorvos	% de mortalité " "	24 h " "	? ? ?	L L " "	24 h 24 h 12 h	BECK, 1968
	<i>Heliothis zea</i>	LEPIDOPT.	Métabolisme d'un organophosphoré (Di-syston)	Injection du produit av.p ³² . Radiodétection des métabolites - d'oxydation - d'hydrolyse	24 h " "	12/24 " "	L L 14:10 L D 14:10 L L L D 14:10	apéród. 12 h apéród. 12 h	BULL & LINDQUIST, 1965

* existence d'un type diurne et nocturne de potentiels caractérisé par la forme, l'amplitude et le seuil.

TABLEAU 3. DONNÉES EXPERIMENTALES SUR LA PHOTORECEPTION EXTRA OCULAIRE ET EXTRA OCELLAIRE*

I. REPONSES PHOTOCINETIQUES

ORDRE	ESPECE	TEST	NATURE DE L'INTERVENTION	REPONSE	IDENTITE ou LOCALISATION DU PHOTORECEPTEUR	AUTEUR
DICTYOPT.	<i>Periplaneta americana</i>	Choix entre une plage obscure et une plage éclairée	Destruction des yeux et des ocelles	Les opérés se regroupent à l'obscurité	?	CLOUDSLEY-THOMPSON, 1953
		"	Noircissement de la tête	" (Témoins : 97,5 %, traités : 77,8 %)	?	BALL, 1965
COLEOPT.	<i>Tenebrio molitor</i> (larve)	"	Noircissement partiel du corps. Décapitation	" lorsque les segments médians seuls sont noircis ou après décapitation	Segments antérieurs et postérieurs	TUCULESCO, 1933
	<i>Aciilius sulcatus</i> , <i>Dytiscus marginalis</i> (larve)	Réaction photocinétique de l'abdomen	Illumination localisée de la larve en contention	L'extrémité de l'abdomen se redresse lorsqu'elle est éclairée	Derniers segments abdominaux	SCHONE, 1951
HOMOPT.	<i>Aphis fabae</i>	Envol vers une surface éclairée	Noircissement des antennes	Nombre des envols diminué de 30 % ; augmentation du temps de latence	Antennes ?	BOOTH, 1963
DIPT.	<i>Musca domestica</i> (larve)	Choix entre une plage obscure et plage éclairée	Diverses destructions de la région antérieure du corps	Disparition ou maintien de la réponse photopathique	Cellules sensorielles du squette pharyngien	BOLWIG, 1945-46

* Les travaux relatifs à la seule description anatomique de structures photosensibles différenciées ne sont pas analysés ici. En ce qui concerne les Insectes, ils se limitent d'ailleurs à ceux de BROUSSE-GAURY (v. Partie 3, Ch. 2 : 2.2 a).

ORDRE	E S P E C E	T E S T	NATURE DE L'INTERVENTION	R E P O N S E	IDENTITE ou LO- CALISATION DU PHOTORECEPTEUR	A U T E U R
ARACHN. SCORPION.	<i>Urodacus</i> sp.	Choix entre une plage obscur et plage éclairée	Yeux noircis, " + pro- soma noirci	Les opérés se regroupent à l'ob- curité (Témoins : 32/32, traités : 30/32)	Extra prosomique	ZWICKY, 1968

II. REPONSES ELECTROPHYSIOLOGIQUES

ORDRE	E S P E C E	T E S T	NATURE DE L'INTERVENTION	R E P O N S E	IDENTITE ou LO- CALISATION DU PHOTORECEPTEUR	A U T E U R
DICTYOPT.	<i>Peripharcta americana</i>	Activité électrique du VIe ganglion abdo- minal	Illumination ponc- tuelle du VIe gan- glion (animal à l'obscurité)	Potentiels recueil- lis en amont	VIe ganglion abdo- minal	BALL, 1965
CRUST. DECAPODA	<i>Cambarus</i> sp.	"	"	"	VIe ganglion abdo- minal	KENNEDY, 1958, 1963
ARACHN. SCORPION.	<i>Urodacus</i> sp.	Activité électrique de la chaîne ventrale	Illumination du 5e segment métasomique + telson	"	5e segment méta- somique + telson	ZWICKY, 1968

III. REPONSES PHOTOPERIODIQUES

ORDRE	E S P E C E	T E S T	NATURE DE L'INTERVENTION	R E P O N S E	IDENTITE ou LO- CALISATION DU PHOTORECEPTEUR	A U T E U R
HOMOPT.	<i>Megoura viciae</i>	En JL* (16 h) : appa- rition de ♀♀ virgi- nipes	1) Noircissement de la tête ; destruc- tion des yeux + JL le 2) Illumination g en JC* (14 h) + il- luminati on ponctuel- le (2 h) du proto- cerebrum (= JL)	Apparition de ♀♀ virginipares (= photopériode perçue) "	Protocerebrum	LEES, 1964

* JC = jours courts ; JL = jours longs

TABLEAU 3 (Suite)

ORDRE	E S P E C E	T E S T	NATURE DE L'INTERVENTION	R E P O N S E	IDENTITE ou LO- CALISATION DU PHOTORECEPTEUR	A U T E U R
COLEOPT.	<i>Leptinotarsa decemlirata</i>	En JC : diapause imaginale	Destruction ou noir- cissement des yeux + JC	Diapause	?	de WILDE, 1958 de WILDE & al., 1959
LEPIDOPT.	<i>Antheraea pernyi</i> (larve)	En JC : diapause nymphale	Destruction ou noircissement des ocelles + JC	Diapause	?	TANAKA, 1950
		En JC : diapause nymphale	Destruction des ocelles et des sen- silles trichoïdes dorsales + JC	Pas de diapause*	Sensilles tricho- ïdes dorsales	BELOV, 1951 in DANILEVSKI, 1965
		En JC : diapause ; En DD : peu ou pas de diapause	Sur la chrysalide : noircissement de la "fenêtre céphali- que"***	Réponse type DD	Structure située sous la fenêtre céphalique	SHAKBAZOV, 1961
		En JC : diapause ; En JL : pas de diapause	1) Photopériode différente sur les moitiés antérieure et postérieure 2) Chrysalide décé- rébrée 3) 1+2+ implant abdominal d'un cerveau	Réponse à la photo- période de la moitié antérieure Diapause quelle que soit la photo- période Réponse à la pho- topériode de la moitié contenant le cerveau	***	WILLIAMS et ADKISSON, 1964

* Résultat non confirmé par DANILEVSKI (1965) ; ** région dépigmentée du tégument au dessus du cerveau ;

*** le cerveau agit donc par voie humorale.

TABLEAU 3 (Suite)

ORDRE	E S P E C E	T E S T	NATURE DE L'INTERVENTION	R E P O N S E	IDENTITE ou LO- CALISATION DU PHOTORECEPTEUR	A U T E U R
LEPIDOPT.	<i>Dendrolimus pini</i> (larve)	Diapause nymphale : LL = 0 % LD 12:12 = 100 %	En LL : 1) Corps masqué 12 h/24 2) Tête masquée 12 h/24	0 % diapause 100 % diapause	Tête	GEISPITS, 1957
	<i>Pieris brassicae</i> (larve)	Diapause nymphale : JC au delà de la 4e mue : diapause obli- gatoire (inversion possible pendant 2 j après la 4e mue)	Implant d'un cer- veau (donneur in- versible) chez un receveur à diapause obligatoire	Receveur en JC : 60 % diapause Receveur en JL : 30 % diapause (= réponse de l'implant à la photopériode)	Cerveau*	CLARET, 1966
	<i>Pachylia nitens</i>	En JC : diapause nymphale ; En JL : pas de dia- pause nymphale	En JC : produit radioluminescent sur la tête, au-dessus du cer- veau	11/11 chrysalides sans diapause (réponse type JL)	Cerveau ?	KATO & al., 1967

* le cerveau agit donc par voie humorale ;
Tritium incorporé au solvant.

** luminescence d'un pigment inorganique excitée par le rayonnement β du

TABLEAU 3 (Suite)

IV. RYTHMES CIRCADIENS *

ORDRE	E S P E C I E	T E S T	NATURE DE L'INTERVENTION	R E P O N S E	IDENTITE ou LO- CALISATION DU PHOTORECEPTEUR	A U T E U R
LEPIDOPT.	<i>Hyalophora cecropia</i> (C), <i>Antieraea pernyi</i> (T) (chrysalide)	En LD 17:7 : rythme de mue imaginaire (heure d'éclosion différente pour C et P)	1) Décébration + réimplantation du cerveau 2) LDn sur une moitié de la chry- salide, LDi sur l'autre Implantations croi- sées : Cerveau C → chrys. P Cerveau P → chrys. C	Rythme de mue syn- chronisé sur le cycle reçu par la moitié contenant l'implant Le receveur ac- quiert le rythme de mue du donneur	Cerveau** Cerveau**	TRUMAN & RIDDIFORD, 1970

V. S E N S D E R M A T C P T I Q U E

ORDRE	E S P E C I E	T E S T	NATURE DE L'INTERVENTION	R E P O N S E	IDENTITE ou LO- CALISATION DU PHOTORECEPTEUR	A U T E U R
ORTHOPT.	<i>Schistocerca gregaria</i>	Structure du dépôt de chitine dans l'endo- culicule du tibia métathoracique En LL : dépôt non lamellaire (nl), En DD : dépôt alterné, lamellaire - non lamellaire (1/nl)	En LL : Yeux + ocelles dé- truits + tête noir- cie Noircissement d'un seul tibia	Dépôt nl (réponse type LL) Tibia peint : dé- pôt 1/nl (= répon- se type DD) Tibia non peint : dépôt nl (= répon- se type LL)	Cellules épider- miques du tibia***	NEVILLE, 1967

* Les travaux dans lesquels le photorécepteur n'a pas été précisément identifié ne sont pas analysés ici (v. Texte :
Partie 3, Ch. 2 : 1.1 g, 1.2 d).

** Le cerveau agit donc par voie humorale.

*** Sensibilité spectrale : 4 350 à 5 200 Å.

B I B L I O G R A P H I E

- ABUSHAMA (F.T.), 1968. - Rhythmic activity of the grasshopper Poecillocerus hieroglyphicus.
Ent.Exp.&Appl., II : 341-347.
- ALBRECHT (F.O.), 1965. - Influence du groupement, de l'état hygrométrique et de la photopériode sur la résistance au jeûne de Locusta migratoria migratorioides.
Bull.Biol.Fr.&Belg., 3 : 288-339.
- ARVY (L.), GABE (M.), 1954. - Histochemistry of the neuro-secretory product of the pars intercerebralis of Pterygote Insects.
in HELLER (H.), CLARK (R.B.): Neurosecretion. Academic Press, Londres & New York, xv + 455 pp.; pp. 331-344.
- ASCHOFF (J.), 1960. - Exogenous and endogenous components in circadian rhythms.
in: Biological Clocks, Cold Spring Harbor Symp., 25, xiii + 524 pp.; pp. 11-28.
- ASCHOFF (J.), KLOTTER (K.), WEVER (R.), 1965. - Circadian vocabulary, circadianer Wortschatz.
in ASCHOFF (J.): Circadian Clocks. North Holland Publ. Co., Amsterdam, xix + 479 pp.; pp. x-xix.
- AZARIAN (A.G.), TYSCHENKO (V.P.), 1969. - Rôle des neurones du cerveau dans la régulation du rythme circadien d'activité locomotrice chez Gryllus domesticus.
(en russe)
C.R.Acad.Sci.U.R.S.S., 186 : 484-486.
- BALL (H.J.), 1965. - Photosensitivity in the terminal abdominal ganglion of Periplaneta americana (L.).
J.Ins.Physiol., 11 : 1311-1315.
- BECK (S.D.), 1963. - Physiology and ecology of photoperiodism.
Bull.Ent.Soc.Amer., 9 : 8-16.
- BECK (S.D.), 1964. - Time-measurement in insect photoperiodism.
Amer.Natur., 98 : 329-346.
- BECK (S.D.), 1968. - Insect photoperiodism.
Academic Press, New York & Londres, viii + 288 pp.

- BECK (S.D.) et al., 1965. - Photoperiodic control of a physiological rhythm.
Biol.Bull., 128 : 177-188.
- BENNETT (M.F.), 1967. - Isolation of the brain and rhythmicity in earthworms.
Z.f.vergl.Physiol., 56 : 376-379.
- BENNETT (M.F.), REINSCHMIDT (D.C.), 1965. - The diurnal cycle and a difference in reaction times in earthworms.
Z.f.vergl.Physiol., 49 : 407-411.
- BENNETT (M.F.), REINSCHMIDT (D.C.), 1965. - The diurnal cycle and locomotion in earthworms.
Z.f.vergl.Physiol., 51 : 224-226.
- BENNETT (M.F.), WILLIS (M.H.), 1966. - The brain and rhythmicity in earthworms.
Z.f.vergl.Physiol., 53 : 95-98.
- BENTLEY (E.W.), GUNN (D.L.), EWER (D.W.), 1941. - The biology and behaviour of Ptinus tectus, a pest of stored products. I. The daily rhythm of locomotory activity, especially in relation to light and temperature.
J.exp.Biol., 18 : 182-195.
- BESSE (N.de), 1965. - Recherches histophysiologiques sur la neurosécrétion dans la chaîne nerveuse ventrale d'une Blatte, Leucophaea maderae (F.).
C.R.Acad.Sc.Paris, 260 : 7014-7017.
- BLISS (D.E.), 1962. - Neuroendocrine control of locomotor activity in the land crab Gecarcinus lateralis.
in HELLER (H.), CLARK (R.B.): Neurosecretion. Proc. 3rd Int.Symp.Neurosecr., Bristol 1961, Academic Press, Londres 1962, xv + 455 pp.; pp.391-410.
- BOLWIG (N.), 1945-46. - Senses and sense organs of the anterior end of the house fly larvae.
Vidensk.Medd., 109 : 81-217.
- BOOTH (C.O.), 1963. - Photokinetic function of Aphid antennae.
Nature, 197 : 265-266.
- BOUNHIOL (J.J.), MOULINIER (C.), 1965. - L'opacité crânienne et ses modifications naturelles et expérimentales chez le Ver à soie.
C.R.Acad.Sc.Paris, 261 : 2739-2741.

- BRADY (J.), 1967. - Histological observations on circadian changes in the neurosecretory cells of Cockroach sub-oesophageal ganglia.
J. Ins. Physiol., 13 : 201-213.
- BRADY (J.), 1967. - Control of the circadian rhythm of activity in the Cockroach. I. The role of the corpora cardiaca, brain and stress.
J. exp. Biol., 47 : 153-163.
- BRADY (J.), 1967. - Control of the circadian rhythm of activity in the Cockroach. II. The role of the sub-oesophageal ganglion and ventral nerve cord.
J. exp. Biol., 47 : 165-178.
- BRADY (J.), 1968. - Control of the circadian rhythm of activity in the Cockroach. III. A possible role of the blood-electrolytes.
J. exp. Biol., 49 : 39-47.
- BRADY (J.), 1969. - How are insect circadian rhythms controlled?
Nature, 223 : 781-784.
- BROUSSE-GAURY (P.), 1967. - Mise en évidence chez les Dictyoptères de nouveaux photorécepteurs: les organes para-ocellaires.
C.R. Acad. Sc. Paris, 264 : 2317-2320.
- BROUSSE-GAURY (P.), 1967. - A propos de la sensibilité photique extraoculaire des Dictyoptères, mise en évidence de photorécepteurs associés aux nerfs tégumentaires.
C.R. Acad. Sc. Paris, 264 : 2481-2482.
- BROUSSE-GAURY (P.), 1968. - Modification de la neurosécrétion au niveau de la pars intercerebralis de Periplaneta americana en l'absence de stimuli ocellaires.
Bull. Biol., 102 : 481-490.
- BROUSSE-GAURY (P.), 1968. - Chez les Dictyoptères Mantidae, description d'arcs réflexes neuro-endocriniens depuis les ocelles.
C.R. Acad. Sc. Paris, 267 : 1468-1470.
- BROUSSE-GAURY (P.), 1968. - Les organes para-ocellaires des Blattes: point de départ de réflexes neuro-endocriniens.
C.R. Acad. Sc. Paris, 267 : 649-650.
- BROUSSE-GAURY (P.), 1969. - Des stimulus photiques transmis par des nerfs tégumentaires contrôlent des cellules neuro-sécrétrices chez les Dictyoptères Blaberidae et Blattidae.
C.R. Acad. Sc. Paris, 268 : 383-386.

- BROWN Jr. (F.A.), 1965. - A unified theory for biological rhythms.
in ASCHOFF (J.): Circadian Clocks. North Holland Publ. Co., Amsterdam, xix + 479 pp.; pp. 231-261.
- BUCHLI (H.), 1965. - Notes préliminaires concernant le comportement de chasse et le rythme d'activité de la Mygale maçonne, Nemesia caementaria.
Rev.Ecol.Biol.Sol, 2 : 403-438.
- BUCK (J.B.), 1937. - Studies on the Firefly. I. The effects of light and other agents on flashing in Photinus pyralis, with special reference to periodicity and diurnal rhythm.
Physiol.Zool., 10 : 45-58.
- BULL (D.L.), LINDQUIST (D.A.), 1965. - A comparative study of insecticide metabolism in photo-entrained and unentrained Bollworm larvae Heliothis zea.
Comp.Biochem.Physiol., 16 : 321-325.
- BUNNING (E.), JOERRENS (G.), 1962. - Versuche über den Zeitmessvorgang bei der photoperiodischen Diapause-Induktion von Pieris brassicae.
Z.Naturforsch., 17 b : 57-61.
- CATELAN, 1679. - Observation touchant les deux parties des Insectes qu'on prend d'ordinaire pour leurs yeux, communiqué (sic) à l'Auteur du Journal, par M. l'Abbé Catelan.
J.Scavans : 285-288.
- CHAPPLE (W.D.), 1960. - Light and the movement of Crayfish.
Thèse, Syracuse Univ., 1960, 31 pp.
- CHIBA (Y.), 1966. - Diurnal activity of a fruit moth -
I. Grapholita molesta BUSCK; II. G. inopinata HEINRICH.
Sci.Rep.Tohoku Univ., ser. 4 - Biol., 32 : 1-9.
- CHOPARD (L.), 1922. - Faune de France. 3. Orthoptères et Dermaptères.
Lechevalier, Paris, 212 pp.
- CLARET (J.), 1966. - Recherche du centre photorécepteur lors de l'induction de la diapause chez Pieris brassicae.
C.R.Acad.Sc.Paris, 262 : 1464-1465.
- CLARET (J.), 1966. - Mise en évidence du rôle photorécepteur du cerveau dans l'induction de la diapause chez Pieris brassicae.
Ann.Endocrinol., 27 : 311-320.

- CLOUDSLEY-THOMPSON (J.L.), 1953. - Studies on diurnal rhythms.
 III. Photoperiodism in the Cockroach Periplaneta americana.
Ann.Mag.Nat.Hist., 6 : 705-712.
- CLOUDSLEY-THOMPSON (J.L.), 1958. - Studies on diurnal rhythms.
 VIII. The endogenous chronometer in Gryllus campestris L.
J.Ins.Physiol., 2 : 275-280.
- CLOUDSLEY-THOMPSON (J.L.), 1960. - Studies on diurnal rhythms.
 X. Synchronisation of the endogenous chronometer in Blaberus giganteus (L.), and in Gryllus campestris L.
Ent.Exp.&Appl., 3 : 121-127.
- CLOUDSLEY-THOMPSON (J.L.), 1961. - Rhythmic activity in animal physiology and behaviour.
Academic Press, New York & Londres, 236 pp.
- COLE (C.L.), ADKISSON (P.L.), 1965. - A circadian rhythm in the susceptibility of an insect to an insecticid.
 in ASCHOFF (J.): Circadian Clocks. North Holland Publ. Co., Amsterdam, xix + 479 pp.; pp. 309-313.
- COLE (L.C.), 1955. - Biological clock in the Unicorn.
Science, 125 : 874-876.
- CORBIERE (G.), DELEURANCE (M.), 1965. - Etude de l'influence de diverses substances neurotropes sur l'activité et les rythmes nycthéméraux de Blatta orientalis.
C.R.Soc.Biol., 159 : 1793-1795.
- COUTURIER (A.), ANTOINE (F.), 1962. - Observations sur le déterminisme de l'envol dans les genres Rhizotrogus et Amphimallon.
C.R.Acad.Sc.Paris, 254 : 1875-1877.
- COUTURIER (A.), ANTOINE (F.), 1962. - Nouvelles observations sur le déterminisme de l'envol du Hanneton commun.
C.R.Acad.Sc.Paris, 254 : 159-161.
- COUTURIER (A.), ROBERT (P.), 1962. - Observations sur le comportement du Hanneton commun.
Rev.Zool.Agric.&Appl., n° 7-9 : 1-10.
- CYMBOROWSKI (B.), 1969. - The effect of light on the circadian rhythm of locomotor activity of the house cricket (Acheta domesticus L.)
Zool.Pol., 19 : 85-95.

- CYMBOROWSKI (B.), DUTKOWSKI (A.), 1969. - Circadian changes in RNA synthesis in the neurosecretory cells of the brain and sub-oesophageal ganglion of the house Cricket. J.Ins.Physiol., 15 : 1187-1197.
- DANILEVSKII (A.S.), 1965. - Photoperiodism and seasonal development of Insects. Cliver & Boyd, Londres, ix + 282 pp.
- DELPHIN (F.), 1965. - The histology and possible functions of neurosecretory cells in the ventral ganglia of Schistocerca gregaris. Trans.R.Ent.Soc.London, 117 : 167-214.
- DICKSON (R.C.), 1949. - Factors governing the induction of diapause in the Oriental Fruit Moth. Ann.Ent.Soc.Amer., 42 : 511-537.
- DUMORTIER (B.), 1963. - Ethological and physiological study of sound emission in Arthropoda. in BUSNEL (R.-G.): Acoustic Behaviour of Animals. Elsevier, Amsterdam, xx + 933 pp.; pp. 583-654.
- DUMORTIER (B.), 1963. - Etude expérimentale de la valeur interspécifique du signal acoustique chez les Ephippigères, et rapport avec les problèmes d'isolement et de maintien de l'espèce. Ann.Epiphyts., 14 : 5-23.
- DUMORTIER (B.), 1967. - Essais in vitro pour la rupture de la diapause embryonnaire chez quelques Tettigonioides (Ins. Orthopt.). Ann.Epiphyt., 18 : 367-400.
- DUMORTIER (B.), 1969. - Swammerdam, précurseur au XVII^e siècle de la découverte des glandes rétrocébrales de l'Insecte. Ann.Soc.Ent.Fr.(N.S.), 5 : 927-950.
- DURRWÄCHTER (G.), 1957. - Untersuchungen über Phototaxis und Geotaxis einiger Drosophila-Mutanten nach Aufzucht in verschiedenen Lichtbedingungen. Z.f.Tierpsychol., 14 : 1-28.
- EIDMANN (H.), 1956. - Über rhythmische Erscheinungen bei der Stabheuschrecke Carausius morosus BR. Z.f.vergl.Physiol., 38 : 370-390.
- ELLIS (P.E.), HOYLE (G.), 1954. - A physiological interpretation of the marching of hoppers of the African migratory Locust (Locusta m. migratorioides R & F). J.Exp.Biol., 31 : 271-279.

- FERNANDEZ (A.T.), RANDOLPH (N.M.), 1966. - The susceptibility of house flies reared under various photoperiods to insecticide residues.
J.Econ.Ent., 59 : 37-39.
- FINGERMAN (M.), LAGO (A.D.), LOWE (M.E.), 1958. - Rhythms of locomotor activity and O_2 consumption of the grasshopper Romalea microptera.
Amer.Midl.Nat., 59 : 58-66.
- FINOT (A.), 1890. - Insectes Orthoptères.
Deyrolle, Paris, 318 pp.
- FOWLER (D.J.), GOODNIGHT (C.J.), 1966. - The cyclic production of 5-Hydroxytryptamine in the Opilionid.
Amer.Zool., 5 : 187-193.
- FOWLER (D.J.), GOODNIGHT (C.J.), 1966. - Neurosecretory cells: daily rhythmicity in Leiobunum longipes.
Science, 152 : 1078-1080.
- FRANK (K.D.), ZIMMERMAN (W.F.), 1969. - Action spectra for phase shift of a circadian rhythm in Drosophila.
Science, 163 : 688-689.
- GABE (M.), 1953. - Sur quelques applications de la coloration par la fuschine-paraldéhyde.
Bull.Micr.Appl., 3 : 153-162.
- GEISPITS (K.F.), 1957. - On the mechanism of light stimuli perception during photoperiodic reaction in caterpillars of Lepidoptera.
Zool.Zh., 36 : 548-560.
- GRISON (P.), 1943. - Observations sur le rythme d'activité nyct-hémérale chez le Doryphore Leptinotarsa decemlineata.
C.R.Acad.Sc.Paris, 217 : 621-622.
- GUNN (D.L.), 1940. - The daily rhythm of activity of the Cockroach Blatta orientalis.
J.exp.Biol., 17 : 267-277.
- HALBERG (F.), TONG (Y.L.), JOHNSON (E.A.), 1965. - Circadian system phase. An aspect of temporal morphology; procedures and illustrative examples.
in: The cellular aspects of Biorhythms. VIII^e Congr.Int. d'Anatomie, Wiesbaden, pp. 20-48.
- HARKER (J.E.), 1954. - Diurnal rhythms in Periplaneta americana.
Nature, 173 : 689-690.

- HARKER (J.E.), 1955. - Control of diurnal rhythms of activity in Periplaneta americana.
Nature, 175 : 733.
- HARKER (J.E.), 1956. - Factors controlling the diurnal rhythm of activity of Periplaneta americana.
J.exp.Biol., 33 : 224-234.
- HARKER (J.E.), 1958. - Diurnal rhythms in the animal kingdom.
Biol.Rev., 33 : 1-52.
- HARKER (J.E.), 1960. - The effect of perturbation in the environmental cycle of the diurnal rhythm of activity of Periplaneta americana.
J.exp.Biol., 37 : 154-163.
- HARKER (J.E.), 1960. - Internal factors controlling the sub-oesophageal ganglion neurosecretory cycle in Periplaneta americana.
J.exp.Biol., 37 : 164-170.
- HAYES (D.K.) et al., 1970. - Photoperiod manipulation of Insect diapause: a method of pest control.
Science, 169 : 382-383.
- HENKES (H.E.), 1952. - Retinomotor and diurnal rhythm in Crustaceans.
J.exp.Biol., 29 : 178-191.
- HIGHNAM (K.C.), 1961. - The histology of the neurosecretory system of the adult female desert Locust, Schistocerca gregaria.
Quart.J.Micr.Sci., 102 : 27-38.
- HINKS (C.F.), 1967. - Relationship between serotonin and the circadian rhythm in some nocturnal moths.
Nature, 214 : 386-387.
- HOFFMANN (K.), 1965. - Overt circadian frequencies and circadian rule.
in ASCHOFF (J.): Circadian Clocks. North Holland Publ. Co., Amsterdam, xix + 479 pp.; pp. 87-94.
- HORRIDGE (G.A.) et al., 1965. - Extracellular recordings from single neurones in the optic lobe and brain of the Locust.
in TREHERNE (J.E.), BEAMENT (J.W.L.): The Physiology of the Insect central nervous system. Academic Press, Londres, ix + 277 pp.; pp. 163-202.

- HOYLE (G.), 1955. - Functioning of the insect ocellar nerve.
J.exp.Biol., 32 : 397-407.
- HUBER (F.), 1960. - Untersuchungen über die Funktion des Zentralnervensystem und insbesondere des Gehirns bei der Fortbewegung und der Lauterzeugung der Grillen.
Z.vergl.Physiol., 44 : 60-132.
- JACKLET (J.W.), 1969. - Circadian rhythm of optic nerve impulses recorded in darkness from isolated eye of Aplysia.
Science, 164 : 562-563.
- JAHN (T.L.), CRESCITELLI (F.), 1940. - Diurnal changes in the electrical response of the compound eye.
Biol.Bull., 78 : 42-52.
- JAHN (T.L.), WULFF (V.J.), 1943. - Electrical aspects of a diurnal rhythm in the eye of Dytiscus fasciventris.
Physiol.Zool., 16 : 101-109.
- JANSSON (A.), 1968. - Diel periodicity of the stridulating activity of Callicorixa producta.
Ann.Zool.Fenn., 5 : 265-269.
- JONES (M.D.R.), HILL (M.), HOPE (A.M.), 1967. - The circadian flight activity of the mosquito Anopheles gambiae: phase setting by the light regime.
J.exp.Biol., 47 : 503-511.
- KATO (M.), KATO (Y.), OISHI (T.), 1967. - Radioluminous paints as activator of photoreceptor systems studied with Swallow-Tail Butterfly and Quail.
Proc.Japan Acad., 43 : 220-223.
- KENNEDY (D.), 1958. - Electrical activity of a "primitive photoreceptor".
Ann.N.Y.Acad.Sci., 74 : 329-336.
- KENNEDY (D.), 1963. - Physiology of photoreceptor neurons in the abdominal nerve cord of the Crayfish.
J.Gen.Physiol., 46 : 551-572.
- KIRCHNER (H.), 1964. - Tageszeitliche Aktivitätsperiodik bei Carabiden.
Z.vergl.Physiol., 48 : 385-399.
- KLUG (H.), 1958. - Neurosekretion und Aktivitätsperiodik bei Carabiden.
Naturwiss., 6 : 141-142.

- KLUG (H.), 1958. - Histo-physiologische Untersuchungen über die Aktivitätsperiodik bei Carabiden.
Wiss.Z.Humboldt Univ.Berlin, 8 : 405-434.
- KOGURE (M.), 1933. - The influence of light and temperature on certain characters of the silkworm.
J.Dept.Agr.Kyushu Univ., 4 : 1-93.
- KRAMER (S.), 1958. - Pigmentation in the thoracic musculature of Cockroaches and related Orthoptera, and the analysis of flight and stridulation.
Proc. X th Int.Congr.Ent., (1956), I : 569-579.
- LEES (A.D.), 1964. - The location of the photoperiodic receptors in the Aphid Megoura viciae.
J.exp.Biol., 41 : 119-133.
- LEVENGOD (W.C.), 1969. - Infrared method for determining circadian patterns of carbon dioxide release.
Z.vergl.Physiol., 62 : 153-166.
- LEVITTA (B.), 1966. - Pigmentation et photosensibilité chez Oedipoda coerulescens L.
C.R.Acad.Sc.Paris, 262 : 2496-2497.
- L'HELIAS (C.), 1961. - Le rôle des ptérines, intermédiaires photosensibles et thermosensibles, dans la genèse des hormones du complexe endocrinien de l'Insecte.
Ann.Biol., 37 : 367-392.
- LIPTON (G.R.), SUTHERLAND (D.J.), 1970. - Activity rhythms in the American Cockroach, Periplaneta americana.
J.Ins.Physiol., 16 : 1555-1566.
- LOHER (W.), CHANDRASHEKARAN (M.K.), 1970. - Circadian rhythmicity in the oviposition of the grasshopper Chorthippus curtipennis.
J.Ins.Physiol., 16 : 1677-1688.
- LOHMANN (M.), 1967. - Zur Bedeutung der lokomotorischen Aktivität in circadianen Systemen.
Z.vergl.Physiol., 55 : 307-332.
- LUTZ (F.E.), 1932. - Experiments with Orthoptera concerning diurnal rhythm.
Amer.Mus.Novit., n° 550 : 1-24.
- McCLUSKEY (E.S.), 1963. - Rhythms and clocks in Harvester and Argentine Ants.
Physiol.Zool., 36 : 273-292.

- MEDIONI (J.), 1968. - Premières données sur le rythme journalier de l'activité locomotrice chez Drosophila melanogaster. Ann.Epiphyt., 19 : 193-194.
- MINIS (D.H.), 1965. - Parallel peculiarities in the entrainment of a circadian rhythm and photoperiodic induction in the pink boll worm (Pectinophora gossypiella). in ASCHOFF (J.): Circadian Clocks. North Holland Publ. Co., Amsterdam, xix + 479 pp.; pp. 442-462.
- MINIS (D.H.), PITTENDRIGH (C.S.), 1968. - Circadian oscillation controlling hatching: its ontogeny during embryogenesis of a moth. Science, 159 : 534-536.
- MOTHES (G.), 1960. - Weitere Untersuchungen über den physiologischen Farbwechsel von Carausius morosus. Zool.Jhrb., 69 : 133-162.
- MULLER (K.), 1965. - Field experiments on periodicity of freshwater invertebrates. in ASCHOFF (J.): Circadian Clocks. North Holland Publ. Co., Amsterdam, xix + 479 pp.; pp. 314-317.
- NAYLOR (E.), WILLIAMS (B.G.), 1968. - Effects of eyestalk removal on rhythmic locomotor activity in Carcinus. J.exp.Biol., 49 : 107-116.
- NEVILLE (A.C.), 1965. - Circadian organization of chitin in some insect skeletons. Quart.J.Micr.Sci., 106 : 315-325.
- NEVILLE (A.C.), 1967. - A dermal light sense influencing skeletal structure in Locusts. J.Ins.Physiol., 13 : 935-939.
- NIELSEN (E.T.), 1938. - Zur Oekologie der Laubheuschrecken. Ent.Meddel.Copenhagen, 20 : 121-164.
- NISHIITSUTSUJI-UWO (J.), PETROPOULOS (S.F.), PITTENDRIGH (C.S.), 1967. Central nervous system control of circadian rhythmicity in the Cockroach. I. Role of the pars intercerebralis. Biol.Bull., 133 : 679-696.
- NISHIITSUTSUJI-UWO (J.), PITTENDRIGH (C.S.), 1968. Central nervous system control of circadian rhythmicity in Cockroach. II. The pathway of light signals that entrain the rhythm. Z.vergl.Physiol., 58 : 1-13.

- NISHIITSUTSUJI-UWO (J.), PITTENDRIGH (C.S.), 1968. - Central nervous system control of circadian rhythmicity in Cockroach. III. The optic lobes, locus of the driving oscillation?
Z.vergl.Physiol., 58 : 14-46.
- NORRIS (K.H.) et al., 1969. - The action spectrum for breaking diapause in the codling moth Laspeyresia pomonella (L.), and the oak silkworm Antheraea pernyi GUER.
Proc.Nat.Acad.Sci., 63 : 1120-1126.
- NORTHROP (R.B.), GUIGNON (E.F.), 1970. - Information processing in the optic lobes of the Lubber Grasshopper.
J.Ins.Physiol., 16 : 691-713.
- NOVAK (V.J.A.), 1966. - Insect hormones.
Methuen & Co.Ltd., Lom̄res, xvii + 478 pp.
- NOWOSIELSKI (J.W.), PATTON (R.L.), 1963. - Studies on circadian rhythm of the house cricket, Gryllus domesticus.
J.Ins.Physiol., 9 : 401-410.
- NOWOSIELSKI (J.W.), PATTON (R.L.), 1964. - Daily fluctuation in the blood sugar concentration of the house cricket, Gryllus domesticus.
Science, 144 : 180-181.
- OBERHOLZER (R.J.H.), HUBER (F.), 1957. - Methodik der elektrischen Reizung und Ausschaltung im Oberschlundganglion nicht-narkotisierter Grillen.
Helv.Physiol.Pharmacol.Acta, 15 : 185-192.
- ODHIAMBO (T.R.), 1966. - The metabolic effects of the corpus allatum hormone in the male desert Locust. II. Spontaneous locomotor activity.
J.exp.Biol., 45 : 51-63.
- O'FARRELL (A.F.) et al., 1960. - Regeneration and development in the Cockroach Blatella germanica.
Acta Soc.Ent.Cechoslov., 57 : 317-324.
- O'FARRELL (A.F.), STOCK (A.), 1962. - Influence of illumination on moulting and regeneration in the Cockroach Blatella germanica.
Nature, 195 : 1122-1123.
- OTTO (D.), 1967. - Untersuchungen zur nervösen Kontrolle des Grillengesanges.
Zool.Anz., suppl., 31 : 585-592.

- PARIS (O.H.), JENNER (C.E.), 1959. - Photoperiodic control of diapause in the pitcher-plant midge Metriocnemus knabi.
in WITHROW (R.B.): Photoperiodism and related phenomena in plants and animals. Washington, pp. 601-624.
- PAULIAN (R.), SERFATY (A.), 1944. - Le rythme nyctéméral des larves d'Aeschnes.
Bull.Mus.Nat.Hist.Nat., 16 : 442-447.
- POLCIK (B.), 1968. - Daily activity rhythms of some insects with particular consideration of their sensitivity to insecticides.
Polsk.Pismo Entom., 38 : 497-538.
- RAABE (M.), 1966. - Recherches sur la neurosécrétion dans la chaîne nerveuse ventrale du Phasme, Clitumnus extradentatus: variations d'activité des différents éléments neurosécréteurs.
C.R.Acad.Sc.Paris, 262 : 303-306.
- RAO (K.P.), 1963. - Some aspect of the electrical activity in the central nervous system of the Scorpion.
Proc.XVI th Int.Congr.Zool., Washington, 2 : 69.
- RAO (K.P.), 1964. - Neurophysiological studies on an Arachnid, the Scorpion Heterometrus fulvipes.
J.Anim.Morphol.Physiol., 2 : 133-142.
- RAO (K.P.), GOPALAKRISHNAREDDY (T.), 1967. - Blood borne factors in circadian rhythms of activity.
Nature, 213 : 1047-1048.
- REICHLE (D.E.), PALMER (J.D.), PARK (O.), 1965. - Persistent rhythmic locomotor activity in the cave cricket, Hadenococcus subterraneus, and its ecological significance.
Amer.Midl.Nat., 74 : 57-66.
- RENSING (L.), 1964. - Daily rhythmicity of corpus allatum and neurosecretory cells in Drosophila melanogaster.
Science, 144 : 1586-1587.
- RENSING (L.), 1965. - Die Bedeutung der Hormone bei der Steuerung circadianer Rhythmen.
Zool.Jhrb.Physiol., 71 : 595-606.
- RENSING (L.), 1965. - Daily rhythms in the endocrine glands of Drosophila larvae.
Experientia, 21 : 103-106.

- RENSING (L.), 1967. - Aspects of the circadian organization of Drosophila.
in: La distribution temporelle des activités animales et humaines, Masson - Paris, 189 pp.; pp. 37-45.
- RENSING (L.), 1969. - Circadiane Rhythmik von Drosophila-Speicheldrüsen in vivo, in vitro und nach Ecdysonzugabe.
J. Ins. Physiol., 15 : 2285-2303.
- RENSING (L.), BRUNKEN (W.), 1967. - Zur Frage der Allgemeingültigkeit circadianer Gesetzmässigkeiten.
Biol. Zentralbl., 86 : 546-565.
- RIMET (M.), 1960. - Persistances rythmiques dans le phototropisme de Daphnia pulex.
Ann. Biol., 36 : 189-198.
- ROBERTS (S.K.de F.), 1956. - "Clock" controlled activity rhythms in the fruit fly.
Science, 124 : 172.
- ROBERTS (S.K.de F.), 1960. - Circadian activity rhythms in Cockroaches. I. The free-running rhythm in steady-state.
J. Cell. & Comp. Physiol., 55 : 99-110.
- ROBERTS (S.K.de F.), 1962. - Circadian activity rhythms in Cockroaches. II. Entrainment and phase shifting.
J. Cell. & Comp. Physiol., 59 : 175-186.
- ROBERTS (S.K.de F.), 1965. - Photoreception and entrainment of Cockroach activity rhythms.
Science, 148 : 958-959.
- ROBERTS (S.K.de F.), 1966. - Circadian activity rhythms in Cockroaches. III. The role of endocrine and neural factors.
J. Cell. & Comp. Physiol., 67 : 473-486.
- ROUSSEL (J.P.), 1968. - Le rythme cardiaque des deux derniers stades larvaires de Locusta migratoria et ses variations chez l'adulte au cours du cycle nycthémeral.
C.R. Acad. Sc. Paris, 267 : 1992-1995.
- ROWELL (C.H.F.), 1963. - A method for chronically implanting stimulating electrodes into the brains of locusts and some results of stimulation.
J. exp. Biol., 43 : 271-284.

- SARGENT (F.), 1955. - An application of statistics.
Science, 121 : 402.
- SAUNDERS (D.S.), SUTTON (D.), 1969. - Circadian rhythms in the
Insect photoperiodic clock.
Nature, 221 : 559-561.
- SCHARRER (E.), SCHARRER (B.), 1954. - Neurosecretion.
in MOLLENDORF: Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen. Springer Verlag-Berlin, 4 : 953-1066.
- SCHÖNE (H.), 1951. - Die Lichtorientierung der Larven von Acilius sulcatus L. und Dytiscus marginalis L.
Z.vergl.Physiol., 33 : 63-98.
- SHAKHBAZOV (V.G.), 1961. - The reaction to the length of daylight and the light receptor of the pupa of the chinese oak silkworm Antheraea pernyi G.
Dokl.Akad.Nauk S.S.S.R., 140 : 249-252. Trad.: Dokl.Biol. Sci.Sect., (1962), 140 : 944-946.
- SHAMBAUGH (G.F.), BURKHOLDER (T.J.), 1969. - Effects of some neurotropic drugs on the endogenous activity of the central nervous system of the Cockroach Nauphoeta cinerea.
Ann.ent.Soc.Amer., 62 : 983-985.
- SHAW (S.R.), 1968. - Organization of the Locust retina.
Symp.Zool.Soc.Lond., (1967), n° 23 : 135-163.
- SHOREY (H.H.), GASTON (L.K.), 1965. - Sex pheromones of noctuid moths. V. Circadian rhythm of pheromone-responsiveness in males of Autographa californica, Heliotis virescens, Spodoptera exigua, and Trichoplusia ni (Lepid., Noctuidae).
Ann.Ent.Soc.Amer., 58 : 597-600.
- STEVEN (D.M.), 1963. - The dermal light sense.
Biol.Rev., 38 : 204-240.
- STREJCKOVA (A.) et al., 1965. - Effect of neurohormones C_1 et D_1 on spontaneous electrical activity of the central nervous system of the Cockroach.
J.Ins.Physiol., 11 : 889-896.
- STRONG (L.), 1968. - Locomotor activity, sexual behaviour, and the corpus allatum hormone in males of Locusta.
J.Ins.Physiol., 14 : 1685-1692.
- STRUMWASSER (F.), 1965. - The demonstration and manipulation of a circadian rhythm in a single neuron.
in ASCHOFF (J.): Circadian Clocks. North Holland Publ. Co., Amsterdam, xix + 479 pp.; pp. 442-462.

- STUSSI (T.), HARMELIN (M.L.), 1966. - Recherche sur l'ontogenèse du rythme circadien de la dépense d'énergie chez l'Abeille. C.R.Acad.Sc.Paris, 262 : 2066-2069.
- SULLIVAN (W.N.) et al., 1969. - Manipulating the photoperiod to damage insects. Nature, 221 : 60-61.
- SWIHART (S.L.), BAUST (J.G.), 1965. - A technique for the recording of bioelectric potentials from free-flying insects (Lepidoptera: Heliconius erato.). Zoologica, 50 : 255-258.
- TANAKA (Y.), 1950. - Studies on hibernation with special reference to photoperiodicity and breeding of the Chinese Tussor-silkworm. Nippon Sanhigaku Zasshi, 19 : 580-590.
- TAYLOR (B.), JONES (M.D.R.), 1969. - The circadian rhythm of flight activity in the mosquito Aedes aegypti (L.): the phase-setting effects of light-on and light-off. J.Exp.Biol., 51 : 59-70.
- TEMBROCK (G.), 1960. - Stridulation und Tagesperiodik bei Cerambyx cerdo. Zool.Beitr. (N.F.), 5 : 419-441.
- THIELE (H.U.), 1968. - Tagesrythmen der Aktivität bei Carabiden. OEcologia (Berlin), 1 : 315-355.
- TRUMAN (J.W.), RIDDIFORD (L.M.), 1970. - Neuroendocrine control of ecdysis in Silk-moths. Science, 167 : 1624-1626.
- TUCOLESCO (J.), 1933. - La dynamique de la larve de Tenebrio molitor et la théorie des tropismes. Bull.Biol.Fr.&Belg., 67 : 480-514.
- VAN CASSEL (M.), 1968. - Contribution à l'étude du rôle des yeux et des ocelles dans la prise et le maintien du rythme d'activité locomotrice circadien chez Periplaneta americana. Ann.Epiphyt., 19 : 159-164.
- WADA (S.), SCHNEIDER (G.), 1968. - Circadianer Rhythmus der Pupillenweite im Ommatidium von Tenebrio molitor. Z.vergl.Physiol., 58 : 395-397.
- WARNECKE (H.), 1966. - Vergleichende Untersuchungen zur tagesperiodischen Aktivität von drei Geotrupes-Arten. Z.f.Tierpsychol., 23 : 513-536.

- WEBB (H.M.), BROWN (F.A.), 1959. - Timing long-cycle physiological rhythms.
Physiol.Rev., 39 : 127-161.
- WEBER (F.), 1966. - Die tageszeitliche Aktivitätsverteilung von Carabus cancellatus und nitens unter künstlichen Belichtungsbedingungen.
Zool.Anz., 177 : 367-379.
- WEBER (F.), 1967. - Die Periodenlänge der circadianen Laufperiodizität bei drei Carabus-Arten.
Naturwiss., 54 : 122.
- WELSH (J.H.), 1941. - The sinus gland and the 24h-cycles of retinal pigment migration in Crayfish.
J.exp.Zool., 86 : 35-49.
- WILDE (J.de), 1958. - Perception of the photoperiod by the Colorado potato beetle (Leptinotarsa decemlineata).
Proc.X th Int.Congr.Entom., (1956), 2 : 213-218.
- WILDE (J.de), 1962. - Photoperiodism in Insects and Mites.
Ann.Rev.Entom., 7 : 1-26.
- WILDE (J.de), 1965. - Photoperiodic control of endocrines in Insects.
Arch.Anat.Micr.Morph.Exp., 54 : 547-564.
- WILDE (J.de), BONGA (H.), 1958. - Observations on threshold intensity and sensitivity to different wave lengths of photoperiodic responses in the Colorado beetle (Leptinotarsa decemlineata).
Ent.Exp.&Appl., 1 : 301-307.
- WILDE (J.de), DUINTJER (C.S.), MOOK (L.), 1959. - Physiology of diapause in the adult Colorado beetle (Leptinotarsa decemlineata). I. The photoperiod as a controlling factor.
J.Irs.Physiol., 3 : 75-85.
- WILLEY (R.B.), 1961. - The morphology of the stomodeal nervous system in Periplaneta americana and other Blattaria.
J.Morph., 108 : 219-262.
- WILLIAMS (C.M.), ADKISSON (P.L.), 1964. - Physiology of insect diapause. XIV. An endocrine mechanism for the photoperiodic control of pupal diapause in the oak silk-worm, Antheraea pernyi.
Biol.Bull., 127 : 511-525.

WOBUS (U.), 1966. - Der Einfluss der Lichtintensität auf die
Resynchronisation der circadianen Laufaktivität der Schabe
Blaberus craniifer.
Z.vergl.Physiol., 52 : 276-289.

WOBUS (U.), 1966. - Der Einfluss der Lichtintensität auf die
circadiane Laufaktivität der Schabe Blaberus craniifer.
Biol.Zentralbl., 85 : 305-323.

ZWICKY (K.T.), 1968. - A light responses in the tail of Urodacus,
a Scorpion.
Life Sci., 7 : 257-262.

UNIVERSITÉ DE PARIS
FACULTÉ DES SCIENCES
DE PARIS
8, QUAI SAINT BERNARD - PARIS V
SERVICE DE LA SCOLARITÉ
Bureau des Enseignements du 3^e Cycle
TÉLÉPHONE 336-85 26 - P

PERMIS D'IMPRIMER

DOCTORAT : D'ÉTAT
THÈSE DE : ES SCIENCES NATURELLES

Nom : DUMORTIER
Prénoms : Bernard
Né (e) le 29 Mars 1929 à Paris Dép^t Seine

SUJETS

1^{ère} THÈSE : "Le rythme circadien d'activité stridulatoire de l'Ephippigère
(Ins.Orthopt.) Étude anatomique et physiologique."

2^e THÈSE (Propositions faites par la Faculté) :

Vu et approuvé

Paris, le 31 Décembre 1970

Le Doyen de la Faculté
des Sciences de Paris

Vu et permis d'imprimer

Paris, le

Le Recteur de l'Académie
de Paris



Gauthier

